

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РФ  
ФГБОУ ВО «Кубанский государственный аграрный университет  
имени И. Т. Трубилина»

И. Б. Попов

ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ШМЕЛЕЙ  
КРАСНОДАРСКОГО КРАЯ

Монография

Краснодар  
КубГАУ  
2018

**УДК 595.799(470.620)**

**ББК 28.680**

**П58**

**Рецензенты:**

**С. Ю. Кустов** – зав. кафедрой зоологии Кубанского государственного университета, д-р биол. наук;

**Ю. Б. Колосова** – вед. науч. сотрудник Российского музея центров биологического разнообразия Института биогеографии и генетических ресурсов ФИЦКИА РАН имени академика Н. П. Лаверова, канд. биол. наук

**Попов И. Б.**

**П58** Фауна и экология шмелей Краснодарского края: монография / И. Б. Попов – Краснодар : КубГАУ, 2018. – 149 с.

**ISBN**

В монографии представлены результаты исследований фауны и экологии шмелей Краснодарского края. Приводится стациальное распределение, описание видов и определительные таблицы. Особое внимание уделено трофическим связям шмелей, особенностям их поведения на кормовых растениях и созологии данной группы насекомых.

Предназначена для экологов, созобиологов и студентов-магистрантов высших учебных заведений по биологическим направлениям и специальностям.

**УДК 595.799(470.620)**

**ББК 28.680**

© Попов И. Б. 2018

© ФГБОУ ВО «Кубанский государственный аграрный университет имени И. Т. Трубилина», 2018

**ISBN**

## ВВЕДЕНИЕ

Шмели (Hymenoptera, Apidae) – один из важнейших элементов любого биоценоза, включающего энтомофильные растения. Наиболее значима их роль в бореальных и горных экосистемах, где благодаря ряду морфолого-экологических особенностей они являются практически единственными опылителями. Полилектичность – это приспособление, которое позволяет шмелям не зависеть от одного источника корма, а дает возможность выбора, что способствует реализации стратегии оптимальной фуражировки (Рукс, 1978, 1979). Другим является формирование фенологического календаря, который позволяет в течение периода развития семьи максимально полно использовать ресурсы биоценоза. Многообразие природных и антропогенных ландшафтов на территории Северо-Западного Кавказа предопределило формирование различных экологических приспособлений у обитающих здесь шмелей, позволяющих им оптимально использовать имеющиеся здесь пищевые ресурсы разной степени доступности. Для понимания процессов коэволюции энтомофильных растений и опылителей очень важным вопросом является также изучение индивидуальной фуражировки, или фуражировочного поведения, и его пластичность.

Актуальными в настоящее время представляются вопросы охраны шмелей, как важной составной части естественных и искусственных биоценозов на фоне антропогенного изменения подавляющего большинства ландшафтов, особенно в условиях сельскохозяйственного освоения.

На шмелей в течение всего цикла развития семьи влияет большое количество негативных естественных и антропогенных факторов, что приводит к снижению их численности. Одним из наиболее эффективных способов сохранения популяций шмелей в населенных пунктах является искусственное создание и поддерживание в течение периода развития шмелиной семьи трофического конвейера из декоративных растений.

## ГЛАВА 1. БИОЛОГИЯ ШМЕЛЕЙ

Шмели (роды *Bombus* и *Psithyrus*) насчитывают в мировой фауне более 200 видов (Кипятков В. Е., 1989, Williams P., 1998), приуроченных, в основном, к умеренным широтам Северного полушария. В тропических областях отмечено всего два представителя этого рода (Brian M., 1986). В России описано около 100 видов шмелей, не менее половины которых могут считаться массовыми (Панфилов Д.В., 1976). Изучением фауны шмелей России, бывшего СССР, Европы и Америки занимались большое количество российских и зарубежных энтомологов (Панфилов Д. В., Скориков А. С., Ефремова З. А., Подболоцкая М. В., Попов В. В., Купчикова Л. М., Конусова О. Л., Alford D. V., Dreisig H., Milliron H. E., Pekkarinen A., Pittioni B., Rasmont P., Reinig W. F. и др.). Экологию и биологию изучали Богатырев Н. Р., Ефремова З. А., Панфилов Д. В., Радченко В. Г., Песенко Ю. А., Free J.V. Большой вклад в изучение систематики шмелей внесли Панфилов Д. В., Скориков А. С., Попов В. В., Faester K., Ito M., Sakagami Sh. F., Rasmont P., Williams P. Большое количество исследований, особенно в последнее время, уделяется воздействию антропогенных факторов на шмелей в урбанизированных территориях (Аникин С.Н., 2002; Бейко В. В., Березин М. В., 1992; Богатырев Н. Р., 1985; Голубева Г. В., 1998, 1998а; Еремеева Н. И., Ефремова З. А., 1986; Мельцер Н. А., Соромотин А.В., 1998). В том числе вопросам охраны шмелей (Белевитин Р. Ю., 1996; Попов И. Б., 2004; Ченикалова Е. В., 2005)

Шмели – это крупные, по большей части ярко окрашенные мохнатые пчелы, образующие семьи, включающие до 500-600 особей (Вовейков Г.С., 1954). По типу гнезд, сооружаемых в различных естественных полостях (норы мышевидных грызунов, ямки в почве, мох, трухлявые пни), они делятся на подземных, наземных и надземных. В каждом гнезде имеется самка – матка и некоторое количество рабочих особей, занимающихся гнездовыми работами, сбором корма и охраной гнезда. Шмелиная семья, в отличие от ме-

доносных пчел, существует всего один сезон. Каждую весну семья основывается перезимовавшей самкой, в ней несколько поколений развиваются рабочие особи (недоразвитые самки), а в конце сезона – половозрелые самки и самцы. После оплодотворения, которое происходит в воздухе в полете, самцы погибают, а самки, после нескольких недель усиленного питания, находят подходящее место для зимовки, впадают в диапаузу и переживают неблагоприятный период (Plowright R. C., 1977).

При формировании гнезда, гнездовой материал не собирается, и не выкапываются полости или ходы в почве (признак *Apidae*). Находящийся в выбранном месте гнездовой материал увлажняется нектаром, и формируется полость (диаметром 25–40, высотой около 20 мм). Гнездо укрепляется с помощью воска. Шмели используют не чистый воск, а в смеси с пылью. Воск шмелей содержит 37% углеводов, 29% простых моноэфиров с 4050 атомами углерода, 34% - смесь смол, спиртов, сложных эфиров (Брайен М., 1986). Норы достигают 15 м в длину, иногда имеют по 23 выхода. После оформления гнезда самка – основательница начинает собирать пыльцу. В формировании пыльцевого комка наблюдаются существенные отличия. Яйца располагаются либо на поверхности в углублениях (*Bombus pascuorum*, *B. humilis*, *B. pratorum*), либо внутри, беспорядочно (*B. hortorum*). В первых выводках яйца обычно расположены вертикально. После откладки яиц комочек пыльцы покрывается воском и принимает вид ячейки. Обычно в кладке 816 яиц, откладываемых постепенно. В закладке пищевого комка наблюдаются существенные различия у разных видов. Самка строит обычно один медовый горшочек, у *B. nevadensis* и *B. polaris* отмечено по 23 дополнительных (Брайен М., 1986).

Питание личинки длится, в зависимости от погодных условий, от 6 до 14 дней. Новые выводковые камеры строятся поверх коконов с предкуколками первого вытравливания. Форма и расположение этих камер отличаются у разных видов. У *B. lapidarius* высокие (до 5 мм), у *B. pascuorum* плоские и располагаются между коконами, у некоторых новые камеры не имеют собственного дна (*B. terrestris*).

В новые камеры закладывается, обычно, 8–13 яиц, при этом большинство видов не запасают в них пищу перед откладкой (Брайен М., 1986).

Шмели подрода *Bombias* Robt. кормят личинок индивидуально смесью нектара и пыльцы. У видов подрода *Subterraneobombus* Vogt. личинки всех выводков питаются коллективно, но получают нектар и пыльцу отдельно (Брайен М., 1986).

Рабочие особи обычно имеют меньшую, по сравнению с маткой, массу тела и размеры. Особенно большие различия размеров всех рабочих особей наблюдаются у видов, не делающих карманов. Отсутствие промежуточных форм связывают с тем, что между личинками нет конкуренции за пищу, так как они получают ее индивидуально, в равных количествах (Free J. V., 1959). Тем не менее, в колониях *Bombus lucorum* вес рабочих особей сильно колеблется: 40–320 мг, но никогда не достигает веса самки – 460–700 мг (Rekharinen A., 1979). У «карманщиков» личинки конкурируют за пищу, отгораживая зоны питания перегородками, и некоторые получают преимущество, иногда достигая веса самки и отличаясь от нее только физиологически (Брайен М., 1986).

Рабочие шмели выполняют различные работы как внутри гнезда, так и за его пределами, специфичность которых зависит от возраста особи (Радченко В. Г., Песенко Ю. А., 1994). В первые дни после вылупления все молодые шмели работают внутри гнезда. У *B. lapidarius* фуражиры появляются через 2–3 дня после отрождения (Брайен М., 1986). У *B. pascuorum* наиболее крупные шмели вылетают через 5 дней, а мелкие только через 15 (Брайен М., 1986). Среди фуражиров наиболее крупные собирают, в основном, пыльцу, а более мелкие, преимущественно, нектар. Фуражиры *B. pascuorum* имеют больше зацепок на крыльях, чем гнездовые. В гнездах *B. pascuorum*, *B. terrestris*, *B. silvarum* 1/3 неконстантных сборщиц.

Соотношение численности внутригнездовых рабочих и фуражиров существенно различается у разных видов. В больших колониях *B. pascuorum* 2/3 являются гнездовыми, а 1/3 – фуражирами

(Брайен М., 1986). В гнездах *Bombus morio* наоборот, только константные фуражиры составляют 72 % (Радченко В. Г., 1989). У *B. terrestris* внутригнездовые составляют 1/4 всей семьи.

Новые выводковые камеры обычно строит только самка, при этом рабочие особи приносят ей строительный материал (воск) для работы (Medler J. T., 1962). У *B. nevadensis* рабочие особи иногда сами строят карманы, в которые самка откладывает яйца. Виды *B. terrestris*, *B. lapidarius*, *B. lucorum*, *B. hortorum*, *B. hypnorum*, *B. subterraneus* строят примитивные гнезда, соты в них располагаются хаотично и плохо скреплены между собой. У *B. pascuorum* и *B. ruderatus* имеются более высокоорганизованные строительные инстинкты, у них группы коконов сконцентрированы вместе и образуют довольно регулярные по форме структуры.

Шмели относятся к универсальным опылителям огромного количества видов цветковых растений, причем в результате коэволюции многие растения приспособились к перекрестному опылению исключительно с помощью шмелей, как, например, многие представители семейства бобовых (Осычнюк А. В., 1960; Ченикалова Е. В., 2005; Панфилов Д. В. и др., 1962; Pekkarinen A., 1993).

Сбор пищи у шмелей производится отдельными особями, которые не кооперируются друг с другом при выполнении этой задачи. Определенную информацию рабочие особи могут получить, используя запах или вкусовые качества пыльцы или отрыгиваемой жидкости, принесенной отдельными фуражирами. В результате, насекомые могут сосредоточить свои усилия на нескольких из большого числа возможных кормовых растений, растущих по соседству, как, например, *B. lucorum* (Free J. V., 1970). Известно, что шмели могут многократно посещать одни и те же цветки, это обусловлено оставлением индивидуальных запаховых меток на цветках с большим количеством нектара, или узнавать такую метку, оставленную другими членами материнской колонии (Williams P., 1997).

В природе шмели опыляют цветки, глубина венчиков которых соответствует длине их хоботка, хотя эта корреляция никогда не

бывает слишком тесной, так как и насекомым и растениям свойственна внутривидовая изменчивость по величине, а нектар иногда можно достать даже при длинной трубке венчика. Бывает, что поведение шмеля оказывается несовместимым с опылением посещаемого растения и приносит ему ущерб. Очень хорошо известны случаи «грабежа» цветков путем взятия нектара через отверстия, прогрызаемые в венчике (Радченко В. Г., Песенко Ю. А., 1994). Классический пример – воровство нектара из цветков красного клевера рабочими особями *Bombus lucorum* и другими короткохоботными шмелями, которых называют еще «операторами» (Скориков А. С., 1927). У многих видов, например *B. hortorum*, хоботки очень длинные (до 18–20 мм), что позволяет им быть единственными потребителями нектара растений с глубоко расположенными нектарниками (Reinig W. F., 1970).

Разные виды шмелей посещают цветки различного типа, соответствующие длине их хоботка. Возможно, что имеет значение форма и окраска цветка, так как длинновенчиковые цветки, чаще, одиночные, неправильные или двустороннесимметричные, обычно синей или пурпурной окраски. Коротковенчиковые имеют правильную форму, светло окрашены и собраны в соцветия (Брайен М, 1986). Некоторые шмели стараются сесть на цветок, на котором уже работают другие пчелы (Brian M., 1957). Шмели учатся узнавать цветки, которые им подходят и приобретают опыт как лучше в них проникнуть. В опытах (Hodges C. M., 1981), молодые шмели перепробовали пять видов растений, пока не остановили свой выбор на бальзамине, и не сразу, а только когда научились проникать в его цветки с длинным венчиком и глубоко расположенными нектарниками.

Также шмели выделяют наиболее богатые нектаром цветки в данной местности, предпочитая их другим и не замечая их в других местностях, например *B. fragrans* концентрируется на васильке русском в момент его массового цветения (Немков А. А., 1999).

У шмелей, как и у ряда других полилектичных пчел, отмечается цветковая константность (Free J. B., 1970). Это находит свое

проявление в том, что отдельные особи стабильно, в течение ряда фуражировок, посещают цветки только одного вида растений, несмотря на их богатый выбор. Примечательно, что отдельные фуражиры могут проявлять константность к растениям с меньшим количеством пыльцы и нектара в цветках (Hodges C. M., 1981). В то же время, смешанная пыльца у отдельных фуражиров составляет: у *Bombus lucorum* 34%, у *B. pascuorum* – 63% (Free J. V., 1970). Это помогает при перекрестном опылении травянистых растений, но не деревьев, так как насекомое скорее перейдет на соседнюю ветку того же дерева, чем на другое. Вместе с тем, фуражировочное поведение довольно гибкое, при изменении условий (включая величину запасов нектара в семье) они могут изменять тактику выбора цветков для посещения (Bogatyrev N. R., 1997; Delbrassinne S., Rasmont P., 1988).

Обычно у представителей семейства бобовых цветки собраны в соцветия, одиночные цветки которых последовательно раскрываются, начиная снизу или с периферийной части соцветия. Такая программа обеспечивает шмелям возможность сесть у основания соцветия и нанести свежую пыльцу на зрелые рыльца, а затем перейти (или перелететь) на самый верхний из раскрывшихся, после этого шмель опять переносит свежую пыльцу на самый старый цветок соседнего соцветия и т.д. (Free J. V., 1970; Stary V., Tsalcu V., 1998).

Изучая фуражировку *B. appositus* на аконите, Пайк установил, что этот шмель не поднимается систематически по возрастной спирали. Он, летая между цветками, чаще всего (90% случаев) переходит на соседа сверху, а не на следующий, более молодой цветок по возрастной спирали. Это сокращает летное время, хотя ведет к тому, что некоторые цветки данного соцветия будут пропущены (Рукс Г. Н., 1978, 1979). Пайк сформулировал правило поведения шмелей: «лети на любой из ближайших цветков, расположенных выше, но не на тот который посетил только что». Эта система работает (хотя и не без некоторых исключений), и в каждом отдельном вылете вторичные посещения цветка составляют лишь

1,2% от общего числа посещений. Пайк указывает, что при значительном удалении кормовых растений одно от другого, имеет место более тщательное обследование каждого соцветия (Pyke G. H., 1978, 1979).

Идея об оптимальной фуражировке стимулировала изучение факторов, влияющих на эксплуатацию данного «пятна» корма. Чем дальше от гнезда находится «пятно» корма, тем полнее оно должно использоваться, и чем больший взятok приносит каждый цветок данного «пятна», тем большее количество цветков будет обследовано. Каждый раз фуражир перелетает тем дальше, и тем чаще сохраняет направление полета, чем меньше нектара он нашел в цветке. Н. Р. Богатырев приводит 4 возможных стратегии фуражировки шмелей, из них в полевых условиях достоверно выявлены 3 (Bogatyrev N. R., 1999). Шмели способны легко переходить с одного кормового растения на другое, причем быстро приспосабливаются к новым, незнакомым растениям, в том числе и интродуцентам из других мест. Так, на занесенной в Европу из Гималаев *Impatiens glandulifera* отмечено 9 видов шмелей. Растение производит большое количество пыльцы и нектара, цветет и во второй половине летнего сезона, после отцветания местных растений (Stary, Tkalcu B., 1998).

Заслуживают, также, внимания конкурентные отношения между различными видами шмелей за кормовые растения (Reinig W. F., 1970, 1973). Показано, что распределение разных видов шмелей по одновременно цветущим растениям неодинаково. При этом, как у североамериканских, так и у европейских шмелей, среди наиболее массовых (на локальном и региональном уровнях) преобладают виды с умеренной (средней) длиной хоботка, что соответствует численному доминированию растений также с умеренной глубиной венчика цветка (Брайен М, 1986). Отмечается, также и прямая конкуренция шмелей разных видов. В некоторых случаях, фуражиры более крупных и агрессивных видов вытесняют более мелких на менее богатые или дальше расположенные участки кормовых растений (Кипятков В. Е, 1989). Примерно та же

ситуация возникает при прямой агрессии со стороны ос рода *Ves-pula*, которые активно патрулируют растения богатые нектаром (уровень пыльцы в этом случае значения не имеет) и вытесняют шмелей с этих участков (Thompson, 1989).

Благодаря ряду физиологических особенностей шмели, в отличие от других опылителей, способны производить фуражировку при таких погодных условиях, которые ограничивают или полностью подавляют лет других насекомых–конкуренентов (Брайен М, 1987).

Практически все виды шмелей, способных уживаться на одной территории с человеком, являются превосходными опылителями подавляющего большинства культурных и декоративных растений. Особенно это касается растений из семейства бобовых, например клевера, который при отсутствии шмелей не способен давать семена (Вовейков Г. С., 1953). Поскольку другие опылители не могут на нем работать из-за большой глубины венчика, шмелей пришлось интродуцировать в Австралию, Новую Зеландию и другие страны, в которых возделывался клевер (Griffin R. P., 1989). Учеты шмелей, проводившиеся в Польше в течение апреля – августа 1961–1967 гг., подтвердили значение *Bombus hypnorum* как опылителя *Ribes gros-sularie* и *Cerasus avium* и разных видов малины, *B. terrestris* и *B. lucorum* как опылителей яблони, черной смородины, люцерны и подсолнечника. *B. pascuorum* имеет значение для опыления многих культур, *B. lapidarius* для опыления *Lotus* и *Onobrychis*, *B. hortorum* и *B. ruderatus* для вики посевной и мохнатой.

Как только были замечены полезные свойства шмелей как опылителей, люди стали пытаться одомашнить шмелей (Гребенников В. С., 1979). Преимущественным объектом разведения стал крупный земляной шмель *B. terrestris*.

Применяют шмелей для опыления растений закрытого грунта (томатов, перца, баклажанов, земляники, кабачков, дыни и др.), что более выгодно по сравнению с использованием для этих же целей медоносных пчел или механическим опылением. Шмели имеют ряд преимуществ: более тесную адаптацию к опылению цветков тома-

тов; активность в холодных, пасмурных и дождливых условиях; полная замена ручного опыления; повышение урожайности на 25%; легкое распознавание цветков (Steinberg S., 1997).

В середине двадцатого столетия шмели являлись одной из самых распространенных групп пчелиных. Такие виды как *Bombus muscorum*, *B. argillaceus*, *B. armeniacus*, *B. fragrans* считались массовыми (Панфилов Д. В., 1976). Сейчас эти шмели находятся в списке видов, внесенных в Красные книги СССР, РСФСР, Краснодарского края, Республики Адыгея. В Красную книгу Краснодарского края 1993 г. внесены 4 вида шмелей, во второе издание Красной книги Краснодарского края включены уже 8 видов и один вид *B. wurflenii* (Rad.) рекомендован к внесению, в третье издание вошли 8 видов. В Калужской области из 22 видов 70% могут считаться редкими, 9 из них занесены в Красную книгу СССР (Голубева Г. В., 1998). О снижении общей численности шмелей на территории России и, в особенности, видов приуроченных к особым типам растительности (степям и лесостепям), уже в 1927 г. упоминает А. С. Скориков. По мнению автора, процесс уменьшения разнообразия и численности идет очень медленно, а стойкость шмелей к неблагоприятным условиям объясняется свойственной им успешной приспособляемостью к обстановке и невысокими требованиями к жизненным условиям (Скориков А. С., 1927).

В настоящее время существует несколько способов охраны шмелей. Для придания им соответствующего статуса и стимулирования изучения редких видов на региональном уровне, исчезающие и малоизученные виды вносят в Красные книги соответствующего субъекта Российской Федерации. Многие виды шмелей охраняются в заповедниках, которые находятся на территории их ареала. Другим, более перспективным, практическим способом охраны является создание микрозаповедников (точнее их называть микрозаказниками), в которых создаются условия для нормального развития шмелиных семей, естественной подкормки и снижения антропогенного пресса (Чернышев В. Б., 1996). Такие микрозаказники существуют в некоторых регионах России и, кроме того, в них при-

меняется создание искусственных гнездовых, заселяемых охраняемыми видами шмелей (Гребенников В. С., 1979).

А. С. Скориков (1909, 1922) – один из первых исследователей фауны шмелей Кавказа – сообщает об исключительном разнообразии фауны шмелей данного региона и приводит для всего Кавказа и Закавказья 43 вида шмелей рода *Bombus*, в том числе для Северного Кавказа 21 вид. В целом, региональные списки видов известны для большинства территорий (Голубева Г. В., 1998; Скориков А. С., 1922; Ефремова З. А., 1989, 2002; Схиртладзе И. А., 1987; Конусова О. Л., 1998, 2000, 2000а, 2002; Купчикова Л. М., 1959; Лопатин А. В., Пантелеева Н. Ю., 1992; Лыков В. А., 1997; Осычнюк А. В., 1964).

Исследование фауны и экологии шмелей Северо-Западного Кавказа начато в конце XX в. (Попов И. Б., Голиков В. И., 2000; Попов И. Б., 2004, 2006, 2007, 2007а, 2009, 2010, 2010а, 2011, 2014, 2016, 2017). Известно, что шмели участвуют в опылении плодовых культур, особенно яблони (Голиков В. И., Радзиковская В. И., 1992). Список кормовых растений может быть достаточно широк, и в целом должен превышать список энтомофильных растений (более 500 видов), указываемых для медоносной пчелы (Морева Л. Я., 2005).

## ГЛАВА 2. ФАУНА, ОБИЛИЕ И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ШМЕЛЕЙ

На территории Северо-Западного Кавказа к настоящему времени выявлено 38 видов шмелей (в том числе *Bombus fragrans* по коллекциям ЗИН). Из них 29 видов (таблица 1) относятся к роду *Bombus* Latreille и 9 – к роду *Psithyrus* Lepelletier. В составе рода *Bombus* идет распределение по под родам: *Alpigenobombus* Skorikov – 1 вид, *Bombus* – 2 вида, *Cullumanobombus* Vogt – 1 вид, *Kallobombus* Dalla Torre – 2 вида, *Megabombus* Dalla Torre – 4 вида, *Melanobombus* Dalla Torre – 4 вида, *Mendacibombus* Skorikov – 1 вид, *Pyrobombus* Dalla Torre – 4 вида, *Rhodobombus* Dalla Torre – 2 вида, *Subterraneobombus* Vogt – 2 вида, *Thoracobombus* Dalla Torre – 6 видов.

Из обнаруженных 29 видов шмелей рода *Bombus* (таблица 1) 5 относятся к степным, 9 к луговым, 7 к лесным и 8 к эвритопным видам. Подобное разнообразие свидетельствует об обеднении региональной фауны, поскольку луговые виды, которых большинство, населяют самые малострадающие от антропогенного пресса субальпийские и альпийские биоценозы. Наиболее страдающими от антропогенной трансформации естественных экосистем являются степные виды шмелей.

Об обеднении фауны свидетельствуют также коэффициенты обилия видов. Оценка обилия шмелей «всего по краю» не отражает реального положения дел в связи с большим количеством биотопов, населенных разными экологическими группировкам, однако позволяет сделать выводы о массовости видов. Из 29 видов шмелей рода *Bombus*, обитающих на Северо-западном Кавказе 2 вида являются массовыми, 10 – обычными, 4 – редкими и остальные 13 очень редкими, один из которых – *B. fragrans* – судя по всему, исчез с территории региона. Массовыми на Северо-Западном Кавказе являются эвритопные виды *B. lucorum* и *B. pascuorum*, доля которых составляет соответственно – 31,693 % и 15,756 %. Эти шмели обычны или массовы во всех биотопах, в которых встречаются.

ся. В то же время в степной (равнинной) части региона массовыми являются также, кроме *Bombus pascuorum*, еще два вида – *B. terrestris* (степной) и *B. silvarum* (эвритопный), доля которых составляет соответственно более 15 и 40 %.

В зоне широколиственных лесов массовыми являются 4 вида шмелей: кроме уже упомянутых *B. lucorum* и *B. pascuorum*, доля которых составляет соответственно – 20,97 % и 26,89 %, сюда относятся *B. haematurus* (лесной) – 15,57 % и *B. silvarum* (эвритопный) – 18,57 %. *B. haematurus* является обычным видом и в степной (равнинной) части региона, куда он проникает по пойменным лесам. Данный вид широко распространен на левобережье р. Кубань, как в лесной, так и в степной зоне и в населенных пунктах. Его распространение в степной зоне Краснодарского края связано с поймой р. Кубань и р. Протока, а также малыми реками, откуда он распространяется в даже не являющиеся прибрежными населенные пункты.

Интересным представляется присутствие в зоне широколиственных лесов классического степного вида *Bombus argillaceus*, который является здесь очень редким и локальным, но смог проникнуть на побережье Черного моря, где встречается в Новороссийске и Геленджике. В окрестностях города Горячий Ключ был обнаружен *B. hupporum*, который больше на исследуемой территории не встречался. Возможно, произошла непреднамеренная интродукция самок (самки) данного вида в состоянии покоя с лесоматериалами или каким-либо иным способом.

В зоне смешанных лесов кроме традиционно массовых эвритопных *B. lucorum* и *B. pascuorum*, доля которых в сборах по этой зоне составляет соответственно – 46,71 % и 23,14 %, к массовым видам относится лесной *B. pratorum*, единственный вид, который постоянно в большом количестве встречается именно под пологом леса в течение всего сезона. Его доля в сборах шмелей зоны смешанных лесов составляет 11,94 %.

Таблица 1 Экологические группы и обилие шмелей в основных биотопах Северо-Западного Кавказа

Вид шмеля	Экол. группа	Доля вида в различных биотопах (%) / Баллы					Всего по краю
		Степь	Широк. лес	Смеш. лес	Субальп.	Альпика	
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>B. argillaceus</i>	S	2,30 / 3	0,50 / 1				0,459 / 1
<i>B. armeniacus</i>	E		0,333 / 1				0,036 / 1
<i>B. brodman-nikus</i>	M				0,72 / 1	2,00 / 2	0,273 / 1
<i>B. cullumanus</i>	M				0,06 / 1	-	0,018 / 1
<i>B. eriophorus</i>	M				4,24 / 3	16,00 / 4	1,814 / 2
<i>B. fragrans</i>	S	0					0 / 1
<i>B. haematurus</i>	F	6,11 / 3	15,57 / 4	1,70 / 2			3,329 / 3
<i>B. handlirschianus</i>	M				0,06 / 1		0,018 / 1
<i>B. hortorum</i>	F	-	7,82 / 3	5,15 / 3	12,84 / 4	38,00 / 4	8,139 / 3
<i>B. humilis</i>	E				1,25 / 2		0,372 / 1
<i>B. hypnorum</i>	E		0,06 / 1				0,018 / 1
<i>B. keriensis</i>	M				0,06 / 1		0,018 / 1
<i>B. lapidarius</i>	E	9,03 / 3	6,36 / 3	1,19 / 2	0,18 / 1		2,869 / 3
<i>B. lucorum</i>	E	-	20,97 / 4	46,71 / 4	36,60 / 4	2,00 / 2	31,693 / 4

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>B. mlo-kosiewitzii</i>	F			6,07 /3	8,88 /3	10,00 /3	5,330 /3
<i>B. muscorum</i>	M	7,21 / 3					1,270 /2
<i>B. pascuorum</i>	E	14,23 /4	26,89 /4	23,14 /4	4,06 /3		15,756 /4
<i>B. pomorum</i>	M			0,32 /1	4,35 /3	20,00 /4	2,125 /3
<i>B. portchinsky</i>	M				2,67 /3	9,00 /3	1,116 /2
<i>B. pratorum</i>	F		2,93 /3	11,94 /4	4,60 /3		6,269 /3
<i>B. proteus</i>	F			1,54 /2	8,36 /3		3,072 /3
<i>B. ruderatus</i>	S	0,40 / 1					0,072 /1
<i>B. sihelii</i>	E					1,50 /2	0,054 /1
<i>B. silvarum</i>	E	15,23 /4	18,57 /4				4,740 /3
<i>B. soroeensis</i>	F			1,54 /2	8,36 /3		3,072 /3
<i>B. subterraneus</i>	F			0,64 /1	2,09 /3	1,00 /2	0,865 /1
<i>B. terrestris</i>	S	41,78 /4					7,518 /3
<i>B. wurflenii</i>	M			0,13 /1	0,59 /2	0,50 /1	0,248 /1
<i>B. zonatus</i>	S	3,71 / 2					0,667 /2
ИТОГО		100	100	100	100	100	100

Условные обозначения: S – степной вид, E – эвритопный, M – луговой, F – лесной.

Лесной в других частях мирового ареала вид *Bombus subterraneus* в регионе тяготеет в большей степени к субальпийским и альпийским биотопам, а в лесной зоне является редким и встречается только на полянах и опушках – его доля в сборах составляет всего 0,64 %.

В субальпике обитают 18 видов шмелей рода *Bombus*, что демонстрирует наибольшее видовое разнообразие зональных биоценозов. Среди обитающих здесь шмелей очень высока доля эндемиков – 33,3 %, что свидетельствует о молодости местной фауны. Эндемичными представителями фауны являются 6 видов: *B. (Pyrobombus) brodmannikus*, *B. (Alpigenobombus) wurflenii*, *B. (Megabombus) portchinsky*, *B. (Melanobombus) keriensis*, *B. (Melanobombus) eriophorus*, *B. (Mendacibombus) handlirschianus*. Кроме *B. lucorum*, массовым здесь является *B. hortorum* (лесной на большей части своего мирового ареала), доля которого в сборах составила 12,84 %. Еще 9 видов являются обычными для зоны. Очень редкими являются *B. cullumanus*, встреченный вне характерных для него степных биотопов (Панфилов Д. В., 1957), а также эндемики *B. handlirschianus* и *B. keriensis*, заходящие на территорию исследуемого региона самым северным краем своего ареала.

В альпике отмечены 10 видов шмелей, из которых только *B. wurflenii* является очень редким (0,50 % в сборах), еще четыре являются редкими, два обычными и три массовыми – это луговые *B. pomorum* и *B. eriophorus* (соответственно 20 % и 16 % от сборов), а также лесной *B. hortorum* (38 %). Доля эндемиков здесь составляет 40 % за счет четырех видов: *B. brodmannikus*, *B. portchinsky*, *B. eriophorus*, *B. handlirschianus*.

Наименее трансформированными на Северо-Западном Кавказе являются субальпийские и альпийские экосистемы, что доказывается высокой численностью подавляющего большинства видов шмелей. Показателем стабильности является также массовость шмелей, которые являются характерными обитателями этих биотопов, то есть луговых видов.

### ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ ШМЕЛЕЙ

Практически все экологические характеристики и возможности шмелей связаны с их морфолого-анатомическими особенностями. Способность посещать практически все виды энтомофильных растений региона, зачастую уникальная и присущая только шмелям, связанная с этим полилектичность (Радченко В. Г., Песенко Ю. А., 1994); скорость работы на цветках; повышенные, по сравнению с прочими антофилами, опылительные возможности; устойчивость к низким температурам и прочие особенности опираются на ряд морфо-анатомических свойств и признаков, изучение которых позволяет лучше понять и оценить роль шмелей в экосистемах.

Наиболее важными в экологическом отношении являются размеры шмелей, опушение и его окраска, зрительный и собирательный аппараты, а также строение ротового аппарата и его размеры. Именно длина хоботка определяет или, по крайней мере, корректирует трофические связи, особенности проникновения в цветок с различной формой и размером венчика, ориентирует опылителя на выбор кормового объекта. По длине хоботка всех шмелей принято условно разделять на короткохоботковых, с длиной хоботка до 12 мм, среднехоботковых (от 13 до 15 мм) и длиннохоботковых (свыше 15 мм.) (Alfken J. D., 1912). Для сравнения – самые длиннохоботковые расы медоносных пчел *Apis mellifera* имеют хоботок, не превышающий 78 мм, что дает шмелям некоторые преимущества при добыче нектара и пыльцы из разнообразных растений.

На территории Северо-западного Кавказа достоверно встречаются 28 видов шмелей рода *Bombus*, из которых 7 видов имеют длинный хоботок, 12 – средний и 9 – короткий. Распределение видов по основным биотопам весьма неоднородно и выявляет некоторые закономерности, отраженные на рисунках 2 и 3. Количество видов возрастает от 9 в степных (равнинных) биоценозах до 10 в поясах широколиственного (включая приморские шибляковые формации) и смешанного леса, достигает максимума – 18 видов – в

субальпийском поясе и слегка понижается до 12 в альпийском (рисунок 1). При этом наблюдается выраженная тенденция к увеличению доли короткохоботных и длиннохоботных видов на фоне понижения доли среднехоботных, что наиболее выражено в альпийском поясе.

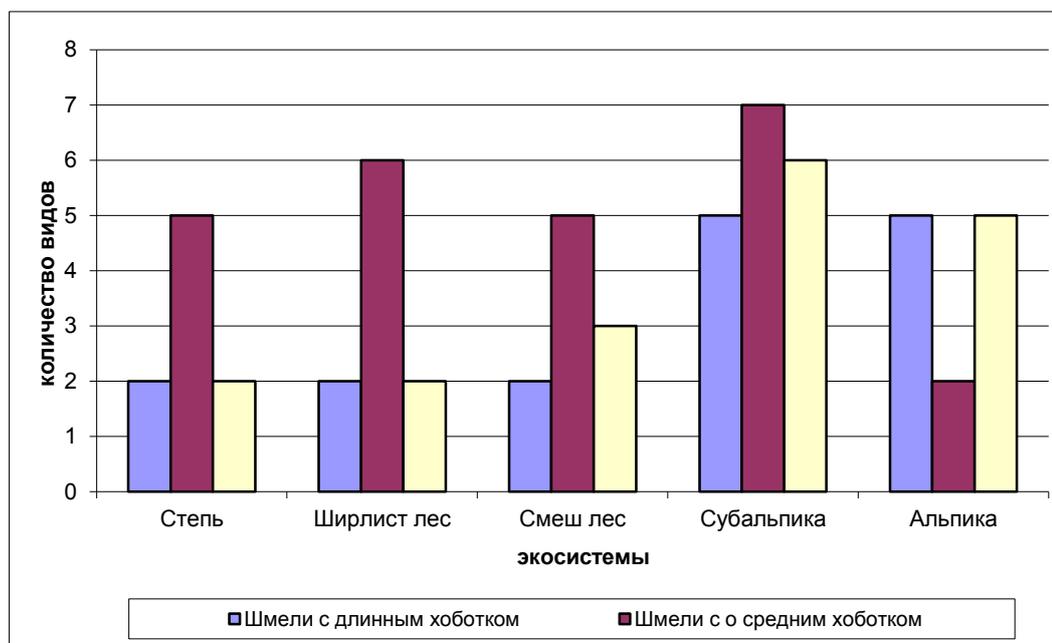


Рисунок 1 Распределение видов шмелей с различной длиной хоботка по основным экосистемам Северо-Западного Кавказа.

Если сравнивать количество шмелей каждого вида (рисунок 2), имеется ярко выраженная тенденция увеличения количества представителей длиннохоботковых шмелей от 3 % в степных (равнинных) биогеоценозах до 68 % в альпийских. И снижение доли среднехоботковых шмелей с 64 % в поясе широколиственных лесов до 12 % в альпике. Подобное распределение видов можно объяснить преобладающими кормовыми объектами. В степных (равнинных) биоценозах наиболее характерными элементами энтомофильной флоры являются коротковенчиковые представители Asteraceae и Rosaceae, кроме того, наблюдается обеднение энтомофильной флоры в результате антропогенного пресса. В подобной ситуации преимущества получают виды со средней – наиболее универсальной – длиной хоботка. В субальпике и альпике наоборот, разнообразие флоры увеличивается, достигая максимума в субальпийском

поясе, и основными ее элементами являются длинновенчиковые представители Fabaceae, Lamiaceae и Scrophulariaceae. При этом кормом обеспечены практически все виды шмелей с разнообразной длиной хоботка, но преимущество получают длиннохоботковые.

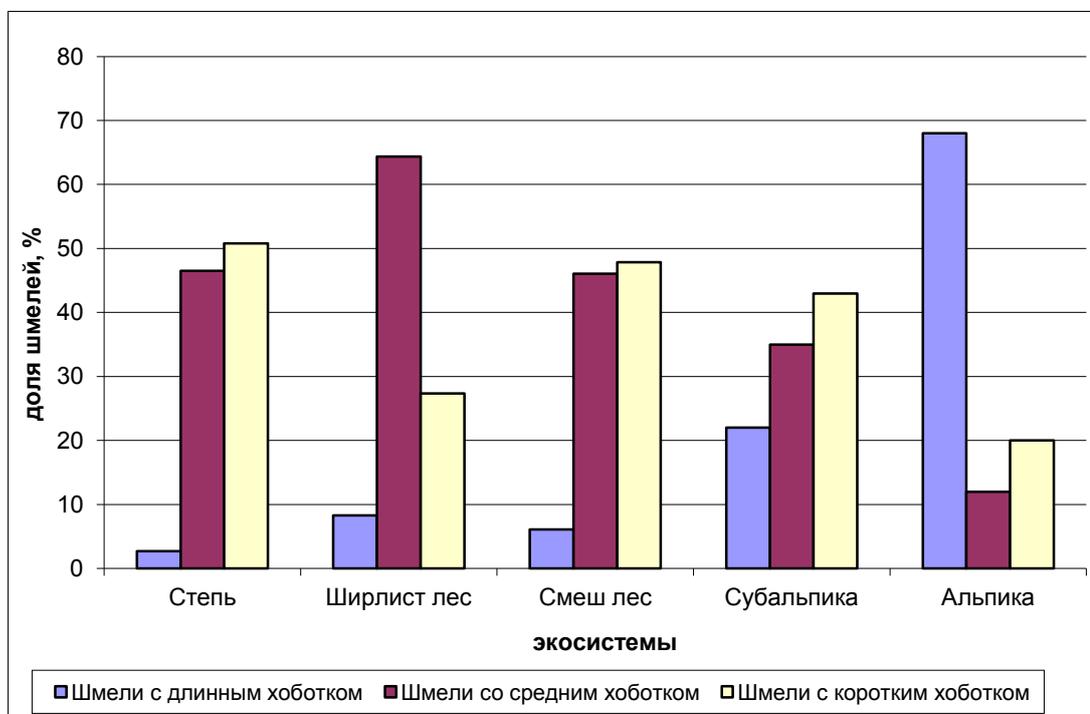


Рисунок 2 Соотношение количества шмелей с различной длиной хоботка в основных экосистемах Северо-Западного Кавказа.

Ниже приводятся основные эколого-морфологические характеристики видов.

***Bombus (Alpigenobombus) wurflenii* Radoszkowski, 1859**

**Шмель Вурфляйна**

Шмели крупные, размеры тела самок составляют в среднем 22–25 мм, длина переднего крыла 18–19 мм. Рабочие особи и самцы мельче, длина тела рабочих 11–16 мм, самцов 15–16 мм; длина переднего крыла составляет 8–10 и 11–13 мм соответственно. Голова самок почти квадратная. Наличник сильно выпуклый, треугольной формы, сильно пунктирован крупными точками. Поперечная полоса выражена, почти прямая. По бокам наличника редкие малочисленные черные волоски. Щеки очень короткие, их длина в 1,4 раза короче ширины основания жвал. Режущая кромка мандибулы разделена на 4 хорошо выраженных заостренных зубца. Лоб в очень

густых и длинных черных волосках, между основаниями антенн с примесью желтых. Вид относится к короткохоботковым шмелям: длина хоботка самок составляет 8–9 мм, у рабочих шмелей 6–8 мм, у самцов 7–8 мм. Голова самцов более округлая, вся равномерно покрыта густыми черными волосками.

Глазки находятся почти на одном уровне, расположены чуть выше линии, соединяющей верхние края фасеточных глаз. Расстояние от бокового глазка до среднего равно диаметру бокового глазка, между боковым и фасеточным составляет примерно три диаметра бокового глазка.

Основная окраска тела самок черная. Кроме головы, черные волоски покрывают бока и нижнюю часть груди, а также образуют широкую перевязь между крыльями. Передняя часть спинки и щитик покрыты густыми и длинными (больше длины черных волосков, образующих перевязь) белыми или светло-серыми волосками. Первый тергит брюшка покрыт редкими короткими черными волосками, иногда с большим или меньшим количеством серых или желтоватых волосков. Второй и третий тергиты полностью в черных волосках. Четвертый и пятый тергиты покрыты наиболее длинными на брюшке волосками рыжеватого или темно-оранжевого цвета.

Подобные параметры тела данного вида не позволяют ему использовать разнообразные цветки с глубоким венчиком, наиболее распространенные в субальпике и альпике – в местах его обитания. Поэтому данный вид является основным оператором на Северо-Западном Кавказе, прогрызая венчики у большинства растений (Попов И. Б., 2010).

### ***Bombus (Bombus) terrestris* (Linnaeus), 1758**

#### **Шмель большой земляной**

Шмели крупные, длина тела самок может сильно варьировать и составляет 19–25 мм, длина переднего крыла 17–18 мм; размеры рабочих гораздо меньше: от 8 мм у первого поколения до 15 мм у третьего, длина крыльев 8–15 мм и 13–15 мм соответственно. Сам-

цы средних размеров, длина тела составляет 15–17 мм, длина крыльев 13–15 мм.

Голова самок и рабочих шмелей округлая, слегка заужена в нижней части. Наличник слабо выпуклый, по краям сильно пунктированный, точки сливаются в сплошное поле, расстояние между ними меньше половины диаметра точки, в центральной части больше двух диаметров. Поперечная впадина в нижней части глубокая, в центре заметно разделяется на две половины тупым углом выпуклой середины наличника. Бока наличника в коротких прямых черных волосках. Расстояние между боковым и средним глазком составляет около половины диаметра бокового глазка. Верхняя граница боковых глазков располагается на линии, соединяющей верхние края фасеточных глаз. Вид относится к короткохоботным шмелям, длина хоботка самок равна 10–11 мм, длина хоботка рабочих особей 7–8 мм, у самцов 7–10 мм.

На голове, спинке между основаниями крыльев, щитике, боках груди, 1 и 3-м тергите брюшка, на тазиках, бедрах и голенях ног волоски черные. Передняя часть спинки в желтых или желто-оранжевых волосках, которые слегка спускаются на бока груди, ширина желтой полосы может варьировать от 1,5 до 4 мм (в среднем 3 мм). Также в желтых волосках 2-й тергит брюшка. 4–6-й тергиты в чисто белых или с небольшой примесью серых волосках. Стерниты по заднему краю обрамлены светло-желтыми волосками. Ножки покрыты густыми и длинными черными волосками (рисунок 3).

Окраска самца сходна с окраской самки, лишь меньше ширина желтой полосы в передней части груди (у двух пойманных экземпляров имелась только небольшая примесь желтых волосков среди покрывающих всю спинку черных) и белые волоски располагаются на 4–6-м тергитах брюшка.



Рисунок 3 Самка *B. terrestris* на *Viburnum opulus* (Caprifoliaceae)

### ***Bombus (Bombus) lucorum* (Linnaeus), 1761**

#### **Шмель малый земляной**

Шмели крупные, длина тела самок составляет 18–24 мм, длина переднего крыла 17–18 мм. Рабочие особи гораздо мельче: длина тела от 8 мм (первое поколение) до 15 мм (второе поколение), длина крыльев составляет от 9 до 15 мм соответственно. Самцы крупнее рабочих, их длина тела составляет 15–18 мм, длина переднего крыла 15–17 мм. Вид относится к короткохоботным шмелям: длина хоботка самок составляет 10–11 мм, у рабочих особей и самцов 7–8 мм и 8–10 мм соответственно.

Голова самок округло-яйцевидная. Наличник слабо выпуклый, по форме и размерам аналогичен *B. terrestris*. Поперечная полоса в нижней части наличника также разделена на две половины, но угол деления более острый, почти прямой. Структура более четко выражена, точки расположены реже, но крупнее в диаметре. Волоски по краям наличника более длинные, загибаясь, достигают середины наличника. Глазки расположены в более выраженных углублениях, хорошо заметных, поскольку волоски на лбу и темени более редкие, чем у *B. terrestris*. Верхние края боковых глазков расположены чуть выше линии, соединяющей фасеточные глаза, расстояние от бокового глазка до среднего равно диаметру бокового глазка.

Голова самцов покрыта гораздо более длинными и яркими волосками, основная масса которых желтая. Между основаниями антенн и по бокам темени иногда встречается примесь серых или черных волосков. Щеки очень короткие, их длина составляет менее половины длины основания жвал. Основная окраска волосков самок *Bombus lucorum* черная. Желтые волоски имеются лишь на переднеспинке, где образуют ясно выраженную перевязь, заходящую на бока груди не более чем на 23 мм ниже основания крыльев. Также желтыми волосками покрыт частично (в верхней части примерно на две трети) или полностью (реже) второй тергит брюшка. Волоски, как правило, менее яркие, чем формирующие сходную окраску у *B. terrestris*, у некоторых рабочих шмелей перевязь на брюшке образована практически белыми волосками. Пятый и нижняя половина четвертого тергита самок и рабочих шмелей покрыты белыми волосками. Все лапки покрыты черными волосками. В целом окраска самок и рабочих особей *B. lucorum* выглядит более бледной по сравнению с практически аналогично окрашенными *B. terrestris*, все желтые перевязи более узкие (рисунок 4).

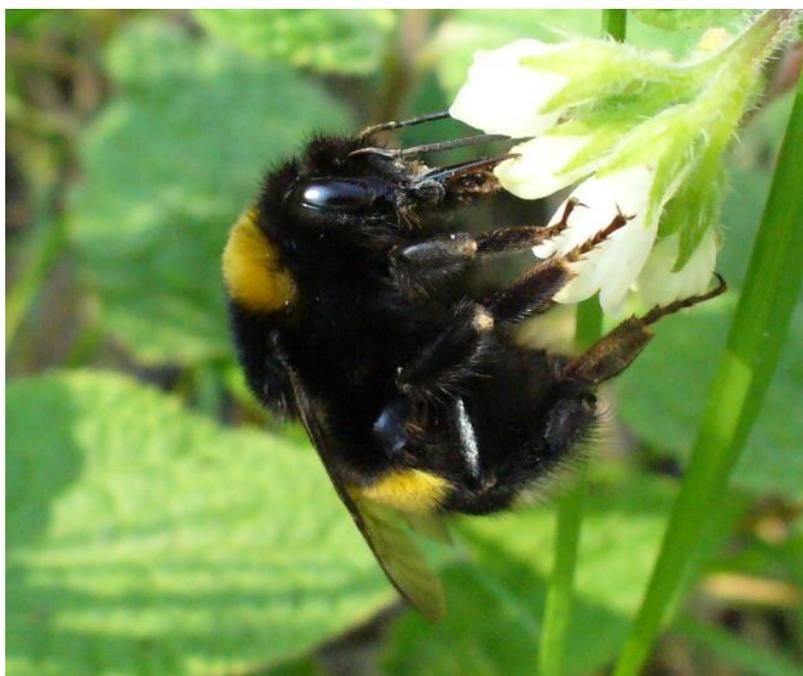


Рисунок 4 – Самка *B. lucorum* на *Symphytum tauricum* (Boraginaceae)

Окраска самцов *B. lucorum* более разнообразна, их более густые и длинные, по сравнению с самками и рабочими особями, волоски

формируют желтоватую окраску. Это один из видов с наиболее выраженным половым диморфизмом. Вся мезосома, включая полностью бока и низ, покрыта желтыми волосками, небольшая примесь серых или черных формирует более или менее выраженное более темное пятно или перевязь между основаниями крыльев.

Основной цвет метасомы также желтый со всех сторон. Пятый и шестой тергиты покрыты белыми или желтоватыми волосками, первый и второй тергиты полностью в темно-желтых волосках. Третий и четвертый тергиты покрыты в своей верхней части желтыми волосками, более выраженными на третьем тергите, и темно-серыми или черными в нижней части, так что в средней части брюшка формируется темная поперечная полоса, разделяемая в центре узкой полосой светлых волосков (рисунок 5).



Рисунок 5 – Самец (слева) и самка *B. lucorum* на *Cephalaria gigantea* (Dipsacaceae)

***Bombus (Cullumanobombus) serrisquama* F. Мог., 1888**

**Шмель пластинчатозубый**

Самки средних размеров, длина тела 18 мм, крыльев 14–15 мм. Длина хоботка 10 мм. Голова спереди округло-сердцевидная. Щеки короткие, их ширина составляет примерно 0,7 ширины основания жвал. Наличник короткий – длина меньше ширины – слабо выпуклый. В верхней части и с боков густо пунктирован, многие точки сливаются друг с другом, в середине почти не пунктирован, остальная поверхность наличника пунктирована редкими неодинаковой величины точками, расположенными, более или менее равномерно. Верхняя часть висков в густых и равномерно расположенных точках. Верхний край среднего глазка расположен ниже линии, соединяющей нижние края боковых глазков. Расстояние между боковыми глазками приблизительно равно расстоянию от бокового глазка до сложного глаза. На середине верхней губы имеется глубокая округлая впадина, а на боках хорошо развитые бугры. Опушение тела густое, ровное и довольно короткое.

На голове, задней части боков груди, 3-м тергите брюшка, на тазиках, бедрах и голенях ног волоски черные. На спинке, между основаниями крыльев, черные волоски образуют резко отграниченную перевязь, ширина которой посередине несколько больше перевязи из желтых волосков на передней части спинки. Передняя часть спинки, передняя половина боков груди, щиток, 1-й и 2-й тергиты брюшка в желтых волосках. 4–6-й тергиты в оранжево-желтых волосках. Стерниты по заднему краю обрамлены светло-желтыми волосками.

***Bombus (Kallobombus) soroensis* Fabricius, 1777**

**Шмель сороензис**

Шмели средних размеров, длина тела самок составляет 16–18 мм, рабочих и самцов 8–13 мм и 14–15 мм соответственно. Длина переднего крыла самок 14–15 мм, рабочих шмелей – 8–10 мм, самцов – 11–12 мм. Длина хоботка средняя: у самок 12–14 мм, у самцов и рабочих – 6–10 мм. Голова сердцевидная. Наличник слабо выпуклый, по бокам и в верхней части заметно структурирован

редкими точками, расстояние между ними более чем в два раза превышает диаметр точек. Поперечная полоса в нижней части наличника выражена слабо. Длина щек примерно равна ширине основания жвал. Лоб и темя в черных волосках, особенно длинных между основаниями антенн. Верхний край боковых глазков расположен на линии, соединяющей верхние края фасеточных глаз. Расстояние между боковыми глазками и средним глазком немного больше диаметра бокового глазка, расстояние до фасеточного глаза составляет около двух диаметров бокового.

Основная окраска тела самок черная. Желтые волоски образуют заметные перевязи на передней части мезосомы и (гораздо реже) на щитике, при этом никогда не опускаются ниже основания крыльев более чем на 1 мм, и их ширина составляет одну третью или одну четвертую широкой перевязи из черных волосков между основаниями крыльев. 1 и 3-й тергиты брюшка покрыты черными волосками. 2-й тергит покрыт бледно-желтыми волосками, причем у примерно половины особей желтая перевязь разделяется на два овальных желтых пятна срединной полоской черных волосков. 4 и 5-й тергиты в белых, гораздо реже в светло-желтых или кремовых волосках. Бедра и голени всех ног покрыты черными волосками (рисунок 6).

Окраска рабочих особей не отличается от окраски самок. Самцы окрашены более разнообразно. На лбу между основаниями антенн имеется примесь желтых волосков. Желтая полоса на передней части спинки гораздо шире, чем у самок (занимает до половины поверхности спинки) и опускается на бока груди, постепенно расширяясь, и снизу грудь полностью в желтых волосках. На щитике желтые волоски не образуют перевязи и присутствуют в небольшом количестве в смеси с черными. 1 и 2-й тергиты брюшка в длинных бледно-желтых волосках, 3 и 4-й в черных. Окраска 5, 6 и 7-го тергитов может варьировать: у большинства самцов она ярко-оранжевая, у небольшого количества бледно-желтая, как на первых тергитах, у ряда шмелей смешанная – 5-й тергит оранжевый, 6 и 7-й – белые.



Рисунок 6 – Самка *B. soroensis* на *Centaurea* sp. (Asteraceae)

***Bombus (Kallobombus) proteus* Gerstaecker, 1869**

**Шмель обыкновенный**

Ряд современных иностранных авторов, таких как П. Вильямс (Williams P., 1998) считают этот вид одним из синонимов *B. soroensis*. Часть отечественных гименоптерологов склонны считать его отдельным видом. По окраске шмели популяций Краснодарского края практически не отличаются друг от друга, однако имеются очень явные и хорошо заметные отличия в строении гениталий самцов. Подобные же различия половых аппаратов были отмечены у всех самцов этих видов из коллекции Зоологического института РАН. Несмотря на определенную индивидуальную изменчивость гениталий, они все равно довольно явно отличались у обоих видов, никаких промежуточных форм выявлено не было. Принимая во внимание совместное обитание обоих видов шмелей в одних и тех же биотопах, и практически полное совпадение ареалов этих видов, есть основание полагать, что эти шмели являются самостоятельными видами.

Шмели средних размеров, длина тела самок составляет 17–18 мм, рабочих и самцов 8–13 мм и 14–15 мм соответственно. Длина переднего крыла самок 14–15 мм, рабочих шмелей – 8–10 мм, самцов – 11–12 мм. Длина хоботка средняя: у самок 12–13 мм, у самцов и рабочих – 6–10 мм.

Голова сердцевидная. Наличник слабовыпуклый, по бокам и в верхней части структурирован редкими точками. Поперечная полоса в нижней части наличника выражена слабо. Длина щек примерно равна ширине основания жвал. Лоб и темя в черных волосках, особенно длинных между основаниями антенн. Верхний край боковых глазков расположен на линии, соединяющей верхние края фасеточных глаз. Расстояние между боковыми глазками и средним глазком немного больше диаметра бокового глазка, расстояние до фасеточного глаза составляет около двух диаметров бокового.

Окраска тела самок *B. proteus* очень сходна с окраской самок *B. soroeensis*. Единственные отличия состоят в том, что они субъективно выглядят более яркими. Самцы окрашены аналогично самцам *B. soroeensis*. Однако среди них гораздо больше шмелей с белыми волосками на последних тергитах брюшка, а с полностью оранжевыми волосками на 5–7-м тергитах не встречаются.

### ***Bombus (Megabombus) argillaceus* Scopoli, 1763**

#### **Шмель глинистый**

Шмели крупные, длина тела самок составляет 20–25 мм в зависимости от наполнения зобика, длина передних крыльев 17–19 мм. Рабочие особи и самцы гораздо мельче их длина составляет 12–15 мм и 15–17 мм соответственно, длина крыльев – 12–15 мм и 12–13 мм. Вид относится к длиннохоботным шмелям – длина хоботка самок около 16 мм, длина хоботка рабочих особей и самцов составляет 12–15 мм.

Голова спереди удлинено-яйцевидная. Щеки длинные, в 1,4–1,5 раза больше ширины основания жвал. Наличник почти квадратный, выпуклый, в средней части пунктирован различными по величине точками и выглядит «измятым», его поверхность не гладкая, а

покрыта крупными углублениями и вмятинами неправильной формы. Поперечная полоса в нижней части ярко выражена, равномерно углублена своей средней частью, четко разделена на две половины выпуклой серединой наличника, слабо структурирована мелкими точками. Лоб в редких прямых черных волосках, явственно просвечивает структурированная поверхность головы. Верхний край среднего глазка расположен ниже линии, соединяющей нижние края боковых глазков. Верхний край боковых глазков заметно ниже линии, соединяющей верхние края фасеточных глаз. Расстояние между боковыми глазками приблизительно равно расстоянию от бокового глазка до сложного глаза. На середине верхней губы имеется глубокая округлая впадина, а на боках хорошо развитые бугры.

Опушение тела негустое, довольно короткое. В середине спинки просвечивают блестящий хитиновый покров, тергиты брюшка несут волоски только по задней кромке, так что задняя часть каждого тергита не прикрыта волосками предыдущего. Самые длинные волоски расположены на боковых кромках 4–5 тергитов, образуют характерную «щеточку» по бокам задней части брюшка.

Голова, бока груди, средняя часть спинки между основаниями крыльев, бедра и голени и все тергиты брюшка самок и рабочих шмелей в черных волосках. Передняя часть спинки и щитик в ярко-желтых волосках, которые на 1–2 мм опускаются ниже основания крыльев. Ширина желтых и черной полос на груди практически одинакова. У рабочих особей на первом и, реже, на втором тергитах встречается примесь желтых волосков, а четвертый и пятый тергиты иногда бывают покрыты белыми волосками (рисунок 7).

У самцов голова в целом более опушенная, на лбу встречается примесь желтых волосков, темя покрыто густыми и длинными желтыми волосками. Полоса из желтых волосков в передней части спинки в 1,5–2 раза шире черной перевязи между крыльями. Примеси желтых волосков встречаются на первом, втором и третьем (чаще на первом) тергитах брюшка. У одного из отловленных самцов на шестом тергите имелись редкие белые волоски.



Рисунок 7 – Самка *B. argillaceus* на *Lamium maculatum* (Lamiaceae).

***Bombus (Megabombus) portchinsky* Radoszkowski, 1883**

**Шмель Порчинского**

Шмели очень крупные. Длина тела самок 21–24 мм, рабочих особей – 12–16 мм, самцов – 15–18 мм. Длина переднего крыла самок составляет 17–19 мм, рабочих – 12–15 мм, самцов – 14–15 мм. Вид относится к длиннохоботковым шмелям. Длина хоботка самок составляет 16–18 мм, рабочих шмелей – 12–15 мм, самцов – 12–13 мм.

Голова вытянутая, щеки очень длинные, у самок их длина почти в два раза больше ширины основания жвал, у самцов и рабочих особей щеки несколько короче, но и у них отношение длины щек к ширине основания жвал равно 1,4. Наличник выпуклый, слабо структурированный, его длина примерно в 1,5 раза больше ширины у основания. Поперечная полоса слабо выражена только по краям. Бока и верхняя четверть наличника в редких черных волосках. Мандибулы со слабо выраженными двумя тупыми зубцами в медиальной части. Черные волоски на лбу очень редкие, между основа-

ниями антенн четко выражен продольный гребень. Верхние края боковых глазков на линии соединяющей верхние края фасеточных.

По окраске шмели *B. portchinsky* очень сходны с близким видом *B. hortorum*. Основное отличие самок и рабочих особей состоит в том, что желтыми волосками покрыт не только первый тергит брюшка, но и на втором они образуют достаточно широкую желтую перевязь. Окраска самцов также очень сходна с окраской *B. hortorum*, только количество желтых волосков на первых трех тергитах брюшка гораздо больше. Они образуют ярко выраженные желтые перевязи с небольшим количеством темных волосков.

### ***Bombus (Megabombus) hortorum* (Linnaeus), 1761**

#### **Шмель садовый**

Шмели крупные. Длина тела самок 19–22 мм, рабочих особей – 12–16 мм, самцов – 15–18 мм. Длина переднего крыла самок составляет 17–19 мм, рабочих – 12–15 мм, самцов – 14–15 мм. *B. hortorum*, является самым длиннохоботковым видом шмелей фауны Краснодарского края. Длина хоботка самок достигает 23 мм, рабочих шмелей – 13–17 мм, самцов – 12–13 мм.

Голова вытянутая, щеки очень длинные, у самок их длина в 1,8 раза больше ширины основания жвал, у самцов и рабочих особей щеки короче, у них отношение длины щек к ширине основания жвал равно 1,4. Наличник выпуклый, слабо структурированный, его длина примерно в 1,5 раза больше ширины у основания. Поперечная полоса слабо выражена только по краям. Бока наличника в редких черных волосках. Мандибулы со слабо выраженными двумя тупыми зубцами в медиальной части. Длина второго членика флагеллюма антенны равна суммарной длине третьего и четвертого членика. Черные волоски на лбу очень редкие, между основаниями антенн четко выражен продольный гребень. Верхние края боковых глазков на линии соединяющей верхние края фасеточных.

Голова, бока груди, средняя часть спинки между основаниями крыльев, бедра и голени и 2-3-й тергиты брюшка самок в черных волосках. Передняя часть спинки и щитик в ярко-желтых волосках. Ширина черной перевязи между крыльями примерно в два раза

превышает ширину желтой полосы на передней части груди (в отличие от *B. ruderatus*), на щитике количество желтых волосков может сильно варьировать вплоть до их отсутствия. На первом тергите брюшка у большинства самок имеются редкие желтые волоски, более длинные и густые по бокам, 45-й тергиты покрыты белыми волосками.

Окраска рабочих особей практически ничем не отличается от самок. У самцов вся голова покрыта густыми и длинными желтыми волосками, полоса из желтых волосков в передней части спинки равна или шире черной перевязи между крыльями, так что в некоторых случаях черная перевязь редуцируется до нескольких волосков в центральной области спинки. Примеси желтых волосков встречаются на 13-м тергитах брюшка, 56-й тергиты у ряда особей покрыты смесью белых и желтых волосков и имеют бледно-желтую или бежевую окраску.

### ***Bombus (Megabombus) ruderatus* Fabricius, 1775**

#### **Шмель-рудератус**

Шмели крупные: длина тела самок 18–20 мм, рабочих особей – 12–16 мм, самцов – 15–18 мм. Длина переднего крыла самок составляет 17–19 мм, рабочих – 12–15 мм, самцов – 14–15 мм. Вид относится к длиннохоботным шмелям, длина хоботка самок может достигать 16 мм, у рабочих шмелей и самцов несколько короче – 12–15 мм.

Голова яйцевидная, сильно вытянутая. Щеки очень длинные, у самок их длина превышает ширину основания жвал в 1,8 раза, у рабочих особей и самцов щеки короче, и отношение их длины к ширине основания жвал составляет 1,4. Голова, бока груди, средняя часть спинки между основаниями крыльев, бедра и голени и 23-й тергиты брюшка самок в черных волосках. Передняя часть спинки и щитик в ярко-желтых волосках. Ширина желтых и черной полос на груди практически одинакова (в отличие от *B. hortorum*). 45-й тергиты покрыты белыми волосками (в отличие от *B. argillaceus*). Окраска рабочих особей ничем не отличается от самок (рисунок 8). У самцов на лбу встречается примесь желтых волосков, темя и за-

тылок покрыты густыми и длинными желтыми волосками, полоса из желтых волосков в передней части спинки в 1,5–2 раза шире черной перевязи между крыльями, так что в некоторых случаях черная перевязь редуцируется до нескольких волосков в центральной области спинки. Примеси желтых волосков встречаются на 13-м тергитах брюшка, 5–6-й тергиты у ряда особей покрыты смесью белых и желтых волосков и имеют бледно-желтую или бежевую окраску.



Рисунок 8 *B. ruderatus* на *Onagra* sp. (Onagraceae)

### ***Bombus (Melanobombus) lapidarius* (Linnaeus), 1758**

#### **Шмель каменный**

Шмели крупные. Длина тела самок составляет 21–25 мм, рабочие особи и самцы гораздо мельче – 8–16 мм. Длина переднего крыла самок достигает 17–19 мм, рабочих шмелей – 8–12 мм, самцов – 13–14 мм. Вид относится к короткохоботным шмелям – у самок длина хоботка достигает 11–12 мм в длину, у рабочих особей 6–8 мм, у самцов 7–9 мм. Голова округлая, щеки очень короткие, их

длина меньше ширины основания жвал. Наличник короткий, слабо выпуклый, равномерно пунктирован мелкими частыми точками в средней части. Поперечная полоса хорошо выражена по всей ширине наличника. Она имеет изогнутый вид, боковые края равномерно приподняты, огибая выпуклую срединную часть наличника, округлую снизу. По бокам наличника короткие густые черные волоски. Лоб также в очень густых черных волосках.

Расстояние от бокового глазка до среднего составляет около двух третей диаметра бокового глазка, от бокового до фасеточного – 2–2,5 диаметра.

Окраска каменного шмеля сильно отличается от всех остальных видов, обитающих на территории Краснодарского края. Все тело покрыто густыми короткими бархатисто-черными волосками. 4 и 5-й тергиты брюшка покрыты более длинными (до 4 мм) ярко-рыжими или оранжевыми волосками. У рабочих особей первого и второго возрастов иногда встречаются желтые волоски на первом и частично на втором тергитах брюшка, образующие узкую желтую перевязь.

### ***Bombus (Melanobombus) sichelii* Vogt, 1859**

#### **Шмель Зихеля**

Шмели средних размеров. Длина тела самок составляет 17–20 мм, рабочих особей 11–14 мм, самцов – 15–16 мм. Длина переднего крыла самок составляет 18–19 мм, длина крыла рабочих особей составляет 9–12 мм, самцов – 11–12 мм. Голова овально-сердцевидная. Средняя часть наличника почти плоская, сильно структурирована различными по размеру точками. Поперечная полоса выражена слабо, слегка изогнута. Бока наличника в очень редких коротких черных волосках. На лбу, между основаниями антенн, пучок длинных светлых волосков, выше более короткие черные, у некоторых рабочих особей светлые волоски на голове отсутствуют. Длина щек в 1,2–1,3 раза больше ширины основания жвал. Вид относится к короткохоботным шмелям, длина хоботка самок составляет 11–12 мм, рабочих особей и самцов – 6–8 мм.

Верхняя граница боковых глазков на линии, соединяющей верхние края фасеточных глаз. Расстояние между боковым и средним глазком меньше диаметра бокового глазка, между боковым и фасеточным примерно 2–2,5 диаметра.

Передняя часть спинки и щитик самок в белых или светло-серых волосках. Полоса в передней части спинки спускается на бока груди до основания передних ног. Задний край светлой полосы не выходит за основания крыльев. Черные волоски образуют широкую перевязь между основаниями крыльев и покрывают заднюю половину боков груди. У рабочих особей светлые полосы на груди уже, чем у самок. 1-й и верхние две трети 2-го тергита брюшка покрыты густыми светлыми волосками, цвет которых совпадает со светлыми полосками на груди. Нижняя треть 2-го тергита и полностью 3-й покрыты черными волосками. 4 и 5-й тергиты покрыты светло-бурыми или рыжеватыми волосками. Задние края стернитов покрыты бахромой из светлых волосков, которая опускается до середины или ниже следующего стернита. Голени задней пары ног оторочены светло-бурыми волосками. Окраска самцов по рисунку не отличается от окраски самок, лишь светлые полосы на груди и брюшке несколько шире, рыжеватые волоски покрывают 4 6-й тергиты.

***Bombus (Melanobombus) keriensis (=alagesianus) Morawitz, 1886***

### **Шмель-кериензис**

Шмели средних размеров. Длина тела самок составляет 18–19 мм, длина тела рабочих особей составляет 8–13 мм, длина тела самцов – 14–15 мм. Длина переднего крыла самок составляет 18–19 мм, длина крыла рабочих особей составляет 9–12 мм, самцов – 11–12 мм. Голова овально-сердцевидная. Средняя часть наличника слегка выпуклая, сильно структурирована различными по размеру точками. Поперечная полоса слабо выражена, слегка изогнута по бокам. Бока наличника в редких коротких черных волосках. На лбу пучок длинных черных волосков, выше более короткие, у некоторых самок и реже, рабочих особей между основаниями антенн

встречаются светлые волоски. Длина щек в 1,2–1,3 раза больше ширины основания жвал. Вид относится к короткохоботным шмелям, длина хоботка самок составляет 11–12 мм, рабочих особей – 6–8 мм, самцов – 7–8 мм.

Верхняя граница боковых глазков на линии, соединяющей верхние края фасеточных глаз. Расстояние между боковым и средним глазком меньше диаметра бокового глазка, между боковым и фасеточным примерно 2–2,5 диаметра.

Передняя часть спинки и щитик самок в желтых или светло-желтых волосках. Полоса в передней части спинки очень широкая, занимает почти половину груди, ее задний край достигает линии, соединяющей основания крыльев, спускается на бока груди до основания передних ног. Черные волоски образуют узкую перевязь между основаниями крыльев и покрывают заднюю половину боков груди. У ряда особей черные волоски не образуют выраженной перевязи и лишь слегка разбавляют желтые волоски на спинке. У рабочих особей желтые полосы на груди несколько уже, чем у самок. 1-й и верхние две трети 2-го тергита брюшка покрыты густыми светло-желтыми волосками, цвет которых совпадает со светлыми полосками на груди. Нижняя треть 2-го тергита и полностью 3-й покрыты черными волосками. 4 и 5-й тергиты покрыты светло-бурыми или рыжеватыми волосками. Задние края стернитов покрыты бахромой из светлых волосков, которая опускается до середины или ниже следующего стернита. Голени задней пары ног оторочены светло-рыжими волосками. У самцов голова полностью покрыта желтыми волосками, лишь на темени имеется небольшая примесь черных. Желтая перевязь в передней части спинки широкая. Задний край едва не доходит до линии, соединяющей основания крыльев, полоса спускается на бока груди и нижнюю часть. Черная перевязь хорошо выражена у всех самцов, четко отграничена от желтой, также опускается на бока груди до основания тазиков средней и задней пар ног. Окраска брюшка такая же, как и у самок, только рыжие волоски покрывают 4–7-й тергиты брюшка. От сходных по

окраске самцов *Bombus soroensis*, *B. handlirschianus*, *B. pratorum*, *B. potorum* очень хорошо отличаются строением гениталий.

### ***Bombus (Melanobombus) eriophorus Klug, 1807***

#### **Шмель-эриофорус**

По данным П. Вильямса (Williams P., 1998) этот вид является одним из синонимов или цветовых вариаций *B. lapidarius*. Рассмотрев имеющуюся серию особей, отловленных в разных районах на территории Краснодарского края и коллекцию, хранящуюся в Зоологическом институте РАН можно сделать выводы, что *B. eriophorus* и *B. lapidarius* являются разными видами. Шмели имеют ряд хорошо выраженных анатомо-морфологических отличий в строении головы и ротовых аппаратов. Гениталии самцов практически не отличаются, что нормально для подрода шмелей. На плато Лагонаки ареалы обоих видов перекрываются, шмели очень хорошо отличаются друг от друга. Окраска обоих шмелей очень стабильна внутри вида. В настоящее время осуществляются генетические исследования данного вида для определения его видового статуса.

Шмели крупные. Длина тела самок составляет 21–22 мм, рабочие особи и самцы гораздо мельче: рабочие – 8–16 мм, самцы – 15–16 мм. Длина переднего крыла самок достигает 17–19 мм, рабочих шмелей – 8–12 мм, самцов – 13–14 мм. Вид относится к короткохоботным шмелям – у самок длина хоботка достигает 11–12 мм в длину, у рабочих особей 6–8 мм, у самцов 7–9 мм. Голова округлая. Щеки очень короткие, их длина в 1,6 раза меньше ширины основания жвал. Наличник очень короткий, трапециевидный, слабо выпуклый в средней части. Сильно структурирован крупными и мелкими точками. Поперечная полоса выражена равномерно по всей длине, почти прямая. Верхняя часть, бока наличника и лоб в очень длинных густых черных волосках, которые почти полностью закрывают наличник, доходя до верхней губы. На мандибулах имеется глубокая полукруглая выемка, формирующая острый зубец на латеральном конце.

Глазки на одной линии, треугольника не образуют. Верхняя граница глазков расположена чуть ниже линии, соединяющей

верхние края фасеточных глаз. Расстояние между боковым и средним глазком равно диаметру бокового глазка, до фасеточного примерно три диаметра.

Передняя часть спинки и щитик покрыты густыми и длинными светло-серыми волосками. Светлая полоса в передней части не опускается ниже основания крыльев, бока груди в черных волосках. Между основаниями крыльев перевязь, образованная черными волосками со светлыми кончиками. Двойная окраска волосков формирует характерный блеск спинки. Ширина перевязи из черных волосков примерно равна ширине светлой полосе в передней части, границы между светлыми и черной полосами выражены нечетко за счет перемешивания волосков и двойной окраске черных волосков. У ряда самок черные волоски на спинке полностью замещены светлыми волосками, и окраска спинки равномерно светло-серая или белая. Брюшко покрыто длинными, гораздо более редкими, чем грудь волосками. Сквозь волосяной покров отчетливо видны блестящие хитиновые поверхности тергитов. 1–3-й тергиты покрыты черными волосками. У некоторых особей эти волоски также как и на груди имеют светлые кончики. 46-й тергиты порывы длинными оранжевыми или рыжими волосками. Задние края стернитов покрыты густыми светло-рыжими волосками, торчащими практически вертикально. Бедра и голени задней пары ног покрыты густыми черными волосками.

Окраска самцов более светлая. На лбу и темени могут встречаться примеси белых волосков. Светлые полосы в передней части груди и на щитике более широкие, чем у самок, заходят на бока груди ниже основания крыльев, однако между крыльями всегда остается черная перевязь, самцов с полностью белой спинкой не обнаружено. Светлые волоски присутствуют на втором и, частично, на третьем тергитах брюшка. Рыжие волоски на конце брюшка светлые, почти темно-желтые.

## ***Bombus (Mendacibombus) handlirschianus* Vogt, 1909**

### **Шмель Гандлирша**

Шмели средних размеров. Длина тела самок составляет 17–20 мм, рабочие особи и самцы мельче: рабочие – 8–14 мм, самцы – 15–16 мм. Длина переднего крыла самок достигает 13–15 мм, рабочих шмелей – 7–12 мм, самцов – 13–14 мм. Вид относится к длиннохоботным шмелям – у самок длина хоботка достигает 16–17 мм в длину, у рабочих особей 8–13 мм, у самцов 9–10 мм. Голова овально-яйцевидная, вытянутая. Щеки длинные, их длина в 1,8 раза превышает ширину основания жвала. Наличник сильно выпуклый, структурирован крупными неглубокими точками. Поперечная полоса не выражена, от нее имеются лишь две неглубокие ямки по бокам нижней части наличника. Бока и верхняя часть наличника, лоб, темя покрыты густыми недлинными черными волосками. Между основаниями антенн пучок более длинных желтых волосков.

Глазки заметно ниже линии, соединяющей верхний край фасеточных глаз. Расстояние от бокового глазка до среднего не превышает диаметра бокового глазка, расстояние от бокового глазка до фасеточного составляет примерно полтора диаметра бокового глазка.

Передняя часть спинки покрыта светло-желтыми волосками, образующими широкую неравномерную перевязь, опускающуюся на бока груди до основания тазиков передней пары ног. Ниже основания крыльев желтая полоса расширяется и занимает большую часть боков груди. Желтые волоски образуют также желтую перевязь на щитике, ширина которой такая же или чуть меньше перевязи в передней части. Между основаниями крыльев черные волоски образуют перевязь, четко отграниченную от желтых, ее ширина примерно равна ширине желтой перевязи в передней части. 1 и 2-й тергиты брюшка покрыты густыми светло-желтыми волосками. 3-й тергит в черных волосках. 4 б-й в ярко-рыжих или оранжевых волосках. Стерниты полностью покрыты тонкими длинными редкими светлыми волосками, сквозь них просвечивает поверхность стерни-

тов. Бедра и голени задней пары ног покрыты короткими черными волосками, у некоторых особей кончики волоском могут быть светлыми.

***Bombus (Pyrobombus) pratorum* (Linnaeus), 1761**

**Шмель луговой**

Шмели средних и небольших размеров. Длина тела самок составляет 17–20 мм, рабочие особи и самцы мельче: рабочие – 7–12 мм, самцы – 13–16 мм. Длина переднего крыла самок достигает 13–15 мм, рабочих шмелей – 7–11 мм, самцов – 12–14 мм. Вид относится к шмелям со средней длиной хоботка – у самок длина хоботка достигает 13–14 мм в длину, у рабочих особей 6–11 мм, у самцов 9–10 мм.

Голова округло-сердцевидная. Наличник слабовыпуклый, в средней части пунктирован редко, в верхней части и по бокам точки крупнее и расположены чаще. По бокам большое количество длинных черных волосков, достигающих почти до середины наличника. Поперечная полоса сильнее выражена по бокам, в нижней части глубже. Лоб в редких черных волосках. На медиальном углу жвал два плоских тупых зубца. Темы покрыты густыми черными волосками.

Расстояние от бокового до среднего глазка чуть меньше диаметра бокового глазка, от бокового до фасеточного – около трех диаметров. Верхние края боковых глазков расположены явно (примерно на половину диаметра глазка) выше линии, соединяющей вершины фасеточных глаз.

Передняя часть спинки покрыта густыми длинными волосками, образующими широкую желтую перевязь, задний край которой доходит до линии, соединяющей основания крыльев. По бокам перевязь становится уже, разбавляется черными волосками и опускается на 2–3 мм ниже основания крыльев. Задняя часть спинки и бока груди в черных волосках. На щитике небольшого количества самок имеется примесь поперечно расположенных желтых волосков, слегка осветляющих заднюю часть спинки. Первый тергит брюшка в редких черных волосках. Второй тергит в длинных желтых во-

лосках, нижние края которых доходят до середины третьего тергита. Третий и верхняя половина 4-го тергитов покрыты черными волосками. Нижняя половина четвертого, пятый и шестой тергиты в ярко-оранжевых или рыжих волосках. Окраска волосков на стернитах брюшка соответствует окраске волосков на тергитах, только волоски гораздо более тонкие, короткие и редкие. Окраска рабочих шмелей такая же, как и у самок, однако, желтые волоски на щитике встречаются гораздо чаще. Окраска самцов гораздо более разнообразна, можно выделить три основных рисунка: а) голова в желтых волосках, передняя половина груди и первые два тергита брюшка в желтых волосках, задняя половина груди и третий тергит в черных или темно-серых волосках, остальные тергиты рыжеватые; б) голова в темно-серых волосках, грудь полностью покрыта желтыми волосками (может быть небольшая примесь серых волосков между основаниями крыльев и щитиком), окраска брюшка как в варианте (а); в) голова в смешанных желтых и серых волосках, вся грудь в желтых волосках, первые два тергита брюшка в желтых волосках, остальные в серых (иногда встречается полностью серое или бежевое брюшко).

***Bombus (Pyrobombus) haematurus* Kriechbaumer, 1870**

**Шмель-хематурус**

Шмели средних и небольших размеров. Длина тела самок составляет 17–20 мм, рабочие особи и самцы мельче: рабочие – 7–12 мм, самцы – 13–16 мм. Длина переднего крыла самок достигает 13–15 мм, рабочих шмелей – 7–11 мм, самцов – 12–14 мм. Вид относится к шмелям со средней длиной хоботка – у самок длина хоботка достигает 13–14 мм в длину, у рабочих особей 6–11 мм, у самцов 9–10 мм.

Голова почти круглая, слегка вытянута по вертикали. Наличник квадратный, в средней части слабо выпуклый, пунктирован частыми мелкими и редкими крупными точками. Поперечная полоса хорошо выражена только по бокам. Лоб и темя в густых черных волосках.

Расстояние между боковым и средним глазком составляет примерно половину диаметра бокового глазка, от бокового до фасеточного – два диаметра. Передняя часть спинки покрыта густыми длинными волосками, образующими широкую желтую перевязь, задний край которой доходит до линии, соединяющей основания крыльев. По бокам перевязь становится уже, и строго ограниченная черными волосками опускается на 2–3 мм ниже основания крыльев. Задняя часть спинки и бока груди в черных волосках. Примеси желтых волосков на щитике самок и рабочих шмелей не бывает никогда.

Первый тергит брюшка покрыт черными волосками. Второй и третий тергиты полностью в длинных и очень густых ярко-желтых волосках, которые сливаются вместе, образуя одну широкую перевязь посередине брюшка. Четвертый, пятый и шестой тергиты в черных волосках. На каждом из последних тергитов имеется примесь оранжевых волосков, особенно заметных по бокам тергита. Стерниты покрыты редкими короткими черными и рыжими волосками. Бедра и голени задней пары ног покрыты редкими черными волосками (рисунок 9).

Рабочие шмели имеют аналогичную окраску тела, только волоски на брюшке короче и поэтому желтые перевязи на втором и третьем тергитах визуально не сливаются, также на последних тергитах не имеется оранжевых волосков. Окраска самцов более яркая. Лоб и темя в густых желтых волосках. Грудь полностью покрыта желтыми волосками, лишь у небольшого количества особей между основаниями крыльев имеется примесь небольшого количества черных волосков, не образующих поперечной перевязи. Тергиты брюшка с первого по четвертый покрыты очень длинными желтыми волосками. Пятый, шестой и седьмой в черных волосках с примесью оранжевых, которых особенно много на последнем тергите. Бедра и голени задней пары ног покрыты редкими коричневыми волосками (рисунок 10).



Рисунок 9 – Самка *B. haematurus* на Fabaceae



Рисунок 10 Самец *B. haematurus* на *Leonurus quinquelobatus*  
(Lamiaceae)

## ***Bombus (Pyrobombus) hypnorum* (Linnaeus), 1758**

### **Шмель городской**

Шмель средних размеров. Длина тела единственной пойманной самки 20 мм, длина переднего крыла 15 мм. Голова сердцевидная, щеки длиннее основания жвал. Наличник слабо выпуклый, сильно структурирован различными по величине точками. Поперечная полоса хорошо выражена, узкая, неглубокая. Верхняя часть наличника, его бока, лоб покрыты густыми короткими смешанными черными и желтыми волосками. Темя в рыжеватых волосках. Медиальный край мандибулы имеет два тупых коротких зубца, на латеральном краю небольшая вырезка.

Глазки расположены на линии, соединяющей верхние края фасеточных глаз. Расстояние от бокового глазка до среднего составляет половину диаметра бокового глазка, от бокового до фасеточного два диаметра.

Вся грудь сверху и с боков покрыта густыми ярко-рыжими волосками без примеси каких-либо других. Первый и второй тергиты брюшка в очень длинных рыжих волосках, которые закрывают половину третьего тергита. Третий и четвертый тергиты в коротких густых черных волосках. Пятый и шестой тергиты покрыты редкими белыми волосками, сквозь которые просвечивает хитиновая поверхность тергитов. Стерниты покрыты редкими светлыми волосками. Бедра и голени задней пары ног покрыты густыми черными волосками.

## ***Bombus (Pyrobombus) brodmannikus* Vogt, 1909**

### **Шмель-бродманникус**

Шмели средних размеров. Длина тела самок составляет 16–19 мм, рабочих особей 8–12 мм. Длина переднего крыла самок 15–17 мм, рабочих особей – 8–12 мм. Длина хоботка самок достигает 13–14 мм, у рабочих особей – 8–12 мм. Голова вытянутой яйцевидной, щеки в 1,2–1,3 раза длиннее ширины основания жвал. Наличник выпуклый, блестящий, структурирован мелкими редкими точками, с широкой, хорошо выраженной поперечной полосой и с глубокой вырезкой в центральной части над верхней губой.

Верхняя часть, бока наличника, лоб и темя в густых коротких черных волосках. Боковые глазки на линии, соединяющей верхние края сложных глаз, средний глазок несколько ниже. Расстояние от сложного глаза до бокового глазка почти равно расстоянию между боковыми глазками и равно 2,5 диаметра бокового глазка.

Передняя часть груди и щитик в очень длинных густых белых или светло-серых волосках. Полоса в передней части груди по бокам спускается до нижней части груди и полностью опоясывает шмеля. Между основаниями крыльев широкая перевязь из черных волосков, ее ширина превышает ширину белой перевязи в передней части груди. Крылья прозрачные, перепонка с легким желтоватым оттенком. Бедра задней пары ног с внутренней части и по краям в длинных серовато-бурых волосках.

Первый и второй тергиты брюшка в длинных белых или сероватых волосках, которые доходят до середины третьего тергита. Третий тергит в черных волосках. Четвертый, пятый и шестой тергиты покрыты яркими оранжевыми волосками. С нижней части брюшка все стерниты по заднему краю оторочены бахромой из коротких серых волосков, особенно длинных на четвертом, пятом и шестом стернитах.

***Bombus (Rhodobombus) armeniacus* Radoszkowski, 1877**

**Шмель армянский**

Шмели средних размеров. Длина тела самок составляет 17–20 мм, рабочие особи и самцы мельче: рабочие – 7–12 мм, самцы – 13–16 мм. Длина переднего крыла самок достигает 13–15 мм, рабочих шмелей – 7–11 мм, самцов – 12–14 мм. Вид относится к шмелям со средней длиной хоботка – у самок длина хоботка достигает 13–14 мм в длину, у рабочих особей 6–11 мм, у самцов 9–10 мм.

Голова сердцевидная. Щеки в 1,3 раза длиннее ширины основания жвал. Наличник выпуклый, структурирован мелкими точками, которых больше в верхней части. Поперечная полоса выражена, равномерно глубокая, несколько шире по бокам наличника. Верхняя часть, бока наличника и лоб в коротких черных волосках. Темя в черных волосках.

Глазки расположены на линии, соединяющей верхний край фасеточных глаз, расстояние от бокового до среднего глазка равно диаметру боковых глазков, расстояние до фасеточного глаза составляет два диаметра бокового.

Основная окраска светло-желтая или бежевая. Между основаниями крыльев имеется широкая перевязь из черных волосков, резко отграниченная от остальных светлых волосков, покрывающих грудь. Брюшко также в однотонных светло-желтых или бежевых волосках, на пятом и шестом тергитах может встречаться небольшая примесь черных волосков. Волоски на первом и втором тергитах, как правило, несколько светлее остальных. Окраска рабочих особей и самцов ничем не отличается от окраски самок. Самцы *B. armeniacus* похожи по окраске на наиболее светлых самцов *B. subterraneus*, но хорошо отличаются строением гениталий.

***Bombus (Rhodobombus) pomorum (=albopauperatus) Panzer, 1905***

#### **Шмель плодовый**

Шмели средних размеров. Длина тела самок составляет 17–19 мм, длина тела рабочих 8–13 мм, самцов – 14–15 мм. Длина переднего крыла самок достигает 14–16 мм, длина переднего крыла рабочих шмелей – 7–10 мм, самцов – 12–13 мм. Вид относится к длиннохоботным шмелям, длина хоботка самок составляет 15–17 мм, длина хоботка рабочих шмелей 8–11 мм, самцов – 11–12 мм. Голова сердцевидная. Щеки в 1,3 раза длиннее ширины основания жвал. Наличник слабо выпуклый, структурирован равномерно расположенными мелкими точками, которых больше в верхней части. Поперечная полоса хорошо выражена, равномерно глубокая, несколько шире по бокам наличника. Верхняя часть, бока наличника и лоб в коротких светло серых, почти бежевых волосках с небольшой примесью черных в верхней части лба. Темя в черных волосках.

Глазки расположены на линии, соединяющей верхний край фасеточных глаз, расстояние от бокового до среднего глазка равно

диаметру боковых глазков, расстояние до фасеточного глаза составляет два диаметра бокового глазка.

Передняя часть спинки щитик и бока груди покрыты светлыми бежево-серыми или желтоватыми волосками. Черные волоски образуют очень широкую, практически овальную, перевязь или пятно между основаниями крыльев. На бока груди черные волоски никогда не опускаются. Ширина черного пятна более чем в два раза превышает ширину светлой полосы в передней части спинки. Первый тергит брюшка в волосках такого же цвета, что и передняя часть спинки. Вторым тергит по кромке несет узкие полосы серых волосков, а в центральной части волоски имеют рыжеватый или светло-коричневый оттенок. Верхняя четверть третьего тергита в серых волосках, а нижняя часть в черных. Четвертый, пятый и шестой тергиты покрыты яркими оранжевыми или рыжими волосками. Бедра и голени задней пары ног покрыты короткими серыми волосками. У рабочих особей перевязь из светлых волосков в передней части груди более широкая, чем у самок, она может занимать более 1/3 всей длины спинки, а рыжие волоски на втором тергите брюшка, как правило, замещены светло-серыми. Окраска самцов ничем принципиально не отличается от окраски самок и рабочих, лишь все волоски на голове полностью черные.

### ***Bombus (Subterraneobombus) subterraneus (Linnaeus), 1758***

#### **Шмель подземный**

Шмели крупные или средних размеров. Длина тела самок достигает 19–22 мм, длина тела рабочих шмелей – 12–16 мм, самцов – 17–18 мм. Длина переднего крыла самок достигает 18–19 мм, рабочих – 10–13 мм, самцов – 15–16 мм. Вид относится к длиннохоботным шмелям, длина хоботка самок достигает 16–17 мм, длина хоботка рабочих шмелей – 10–14 мм, самцов – 12–13 мм.

Наличник выпуклый, средняя часть его не структурирована, блестит. По краям наличник в крупных точках, расстояние до соседних точек приблизительно равно диаметру точки или больше. Медиальный край жвал несет два тупых широких зубца. Расстояние от бокового глазка до среднего меньше диаметра бокового глазка,

от бокового до фасеточного глаза – чуть больше двух диаметров бокового глазка. Верхний край боковых глазков чуть выше линии, соединяющей верхние края фасеточных глаз. Лоб и темпы покрыты густыми короткими черными волосками.

Передняя часть спинки покрыта очень густыми желтыми (иногда бежевыми) волосками, образующими широкую перевязь, огибающая основания крыльев и постепенно сужаясь, она продолжается на боках груди и достигает тазиков передней пары ног. Такие же желтые волоски образуют короткую узкую перевязь на щитике, не переходящую на бока. Остальная часть груди покрыта густыми черными волосками, образующими широкую перевязь между основаниями крыльев и продолжающуюся на боках. Первый тергит брюшка в желтых волосках. Второй тергит покрыт очень редкими короткими черными волосками, сквозь которые просвечивает хитиновая поверхность тергита. По заднему краю второго тергита проходит тонкая полоса, образованная более длинными, чем черные, густыми светло-желтыми или светло-серыми волосками, четко отграничивающими второй тергит от третьего. Верхняя половина третьего тергита в черных волосках, таких же редких, как и на втором. Нижняя половина и остальные тергиты брюшка покрыты густыми белыми (иногда бежевыми) волосками. Первый и второй стерниты покрыты редкими черными волосками, остальные белыми. Бедра и голени задней пары ног покрыты очень длинными черными волосками. Окраска рабочих шмеле не отличается от окраски самок. Самцы гораздо светлее. На лбу имеются смешанные черные и светлые волоски примерно в равных количествах. На груди желтые волоски образуют перевязи в передней части и на щитике, между основаниями крыльев – черная перевязь. Все тергиты брюшка равномерно покрыты светло-желтыми или бежевыми волосками. На втором и третьем тергитах в боковой части может находиться небольшая примесь более темных, но не черных волосков, формирующих небольшие темные пятна.

***Bombus (Thoracobombus) pascuorum (=agrorum) Scopoli, 1763***

**Шмель полевой**

Шмели средних размеров, длина тела самки достигает 15–19 мм, рабочие особи гораздо мельче – 8–13 мм, самцы – 13–14 мм. Длина переднего крыла самок 15–16 мм, самцов – 13–14 мм, рабочих особей – 10–14 мм. Полевой шмель относится к видам со средней длиной хоботка: длина хоботка самок составляет 13–14 мм, рабочих особей – 7–11 мм, самцов – 12–13 мм.

Наличник почти плоский, слабо структурированный в центральной части, точки мелкие, расстояние между ними более трех диаметров точки. Поперечная полоса особенно глубока в своей нижней части, четко разделена на две ямки центральной полукруглой частью наличника. Края наличника в коротких прямых коричневых или рыжеватых волосках. Виски сильно структурированы, точки крупные, расстояние между ними менее диаметра точек, покрыты очень короткими прилегающими вниз светлыми волосками. Лоб в густых светлых волосках, по краям в черных. Верхний край боковых глазков на одной линии с верхней поверхностью фасеточных глаз. Расстояние от бокового до среднего глазка равно диаметру бокового глазка.

Основная окраска волосков на спинке шмелей обоих полов рыжая, особенно яркая у самцов, у полетавших особей она выцветает и становится светло-бурой. Бока груди в темно-серых или черных волосках, низ – в светло-серых. Оранжевые волоски в передней части груди заходят на бока ниже основания крыльев. В центре спинки волоски наиболее редкие, через них часто просвечивает черная окраска кутикулы. Здесь же может формироваться более темное пятно из примеси коричневых волосков (рисунок 11).

Основная окраска волосков брюшка черная. Однако на заднем крае каждого тергита имеется примесь светло-бурых или рыжих волосков, образующих более или менее заметные перевязи, особенно выраженные у горных популяций. Первый тергит покрыт редкими светлыми волосками. Задняя часть четвертого, полностью

пятый и шестой тергиты покрыты оранжевыми волосками с примесью черных.



Рисунок 11 Самка *B. pascuorum* на воробейнике (Boraginaceae).

### ***Bombus (Thoracobombus) silvarum* (Linnaeus), 1761**

#### **Шмель лесной**

Шмели средних размеров. Длина тела самок достигает 17–18 мм, рабочие особи и самцы гораздо более мелкие: длина тела рабочих – 8–11 мм, самцов – 12–13 мм. Длина переднего крыла самок составляет 14–15 мм, рабочих и самцов – 8–11 мм. Вид относится к шмелям со средней длиной хоботка, его длина у самок составляет 14–15 мм, у рабочих особей – 8–12 мм.

Наличник выпуклый, по бокам и в верхней части сильно пунктированный, точки большие, расстояние между соседними точками равно или чуть меньше их диаметра. По бокам наличник покрыт длинными желтыми волосками. Лоб в густых длинных желтых волосках, темя в смешанных желтых и черных. Расстояние между боковым и средним глазком больше диаметра бокового глазка, расстояние между боковым и фасеточным составляет приблизительно

три диаметра бокового глазка. Верхние края боковых глазков на линии, соединяющей верхний край фасеточных глаз.

Передняя часть груди и щитик покрыты бледно-желтыми, иногда серовато-желтыми очень густыми, но недлинными волосками. Обе желтые перевязи заходят по бокам груди до тазиков первой и третьей пар ног. Между крыльями имеется широкая, иногда почти округлая в наиболее широкой средней части, поперечная перевязь из черных волосков. Эти волоски еще более короткие, через них просвечивает черная блестящая поверхность спинки. Крылья прозрачные, перепонка с легким желтоватым оттенком. Бедра всех пар ног снизу оторочены длинными желтыми волосками.

Первый тергит брюшка несет редкие длинные желтоватые волоски лишь по переднему краю, большая его часть голая. Вторым тергитом брюшка покрыт густыми, но короткими желто-бурыми волосками. Третий тергит покрыт темно-бурыми, почти черными, волосками, образующими темную перевязь. Эти волоски наиболее редкие на брюшке, через них просвечивает черная блестящая поверхность тергита. Четвертый и пятый тергиты покрыты бурными или рыжеватобурными густыми короткими волосками, более темными, чем волоски, покрывающие второй тергит.

В целом, для этого вида характерны наиболее короткие волоски на всем теле, кроме головы, что внешне придает ему некоторую «стройность», отличающую от других, более мохнатых шмелей.

### ***Bombus (Thoracobombus) muscorum* (Linnaeus), 1758**

#### **Шмель моховой**

Шмели средних размеров. Длина тела самок составляет 17–18 мм, длина рабочих особей – 10–16 мм, самцов – 14–15 мм. Длина переднего крыла самок составляет 16–18 мм, длина крыла рабочих шмелей – 10–14 мм, самцов – 12–13 мм. Голова яйцевидная. Длина щеки в 1,1 раза больше ширины основания жвала. Наличник выпуклый, в средней части слабо пунктирован мелкими точками, бока наличника в редких крупных точках, покрыты редкими короткими желтыми волосками. Поперечная полоса почти не выражена. Лоб в густых желтых волосках, виски в редких коротких прямо стоящих

волосках. Длина хоботка самок составляет 14–16 мм, рабочих особей – 9–12 мм, самцов – 10–11 мм.

Расстояние от бокового до среднего глазка примерно равно диаметру бокового глазка, верхняя часть боковых глазков расположена на линии, соединяющей вершины фасеточных глаз.

Основная окраска тела светлая. Половой диморфизм в окраске тела не выражен, в отличие от большинства других видов. Верхняя поверхность груди светло-желто-бурая или светло-коричневая, по краям окраска постепенно светлеет и принимает желтый или бледно-желтый цвет, у свежих особей с оттенком зеленого. Бока груди и низ тела желтые. Брюшко покрыто одинаковыми по цвету волосками, которые, тем не менее, формируют хорошо заметные полосы, соответствующие тергитам брюшка, поскольку находятся только в верхней части каждого тергита (примерно на 2/3). Окраска брюшка несколько светлее окраски груди, наиболее темные (светло-коричневые) волоски находятся на 2-м тергите. У примерно половины самок они разделены на левое и правое пятно, разделенные узкой безволосковой полоской на втором тергите, частично прикрытой волосками. Наиболее светлые (светло-желтые) волоски располагаются на 5 и 6-м тергитах и по бокам брюшка. У ряда особей восточной зоны Краснодарского края встречается однотонная светло-коричневая окраска, наиболее она характерна для самцов.

### ***Bombus (Thoracobombus) zonatus (Smith), 1854***

#### **Шмель-зонатус**

Шмели крупные. Длина тела самок 19–23 мм, рабочих самок 11–17 мм, самцов 17–18 мм. Длина переднего крыла самок 17–18 мм, рабочих самок 9–13 мм, самцов 13–14 мм. Вид относится к шмелям со средней длиной хоботка. Его длина у самок составляет 13–14 мм, у самцов и рабочих шмелей 10–12 мм. Голова яйцевидная, слегка вытянутая, крупная. Наличник почти плоский, очень слабо выпуклый, сильно пунктирован крупными и мелкими точками. Бока и верхняя часть наличника слабо опушены короткими черным волосками. Поперечная полоса хорошо выражена по всей длине, ее наибольшая глубина в нижней части. Лоб в редких чер-

ных волосках около 1,5 мм длиной, наиболее длинные (до 3 мм) располагаются между основаниями антенн.

Расстояние от бокового до среднего глазка примерно равняется диаметру бокового глазка, расстояние до фасеточного примерно два диаметра. Верхняя граница боковых глазков чуть ниже линии, соединяющей верхние края фасеточных глаз.

Основной цвет груди самок черный. В передней части груди короткая полоса из желтых волосков, ее нижние края не доходят до основания крыльев. Второй и нижняя треть третьего тергита брюшка в желтых волосках с примесью коричневых по верхней кромке каждой полосы, так что желтые полосы явно разделены (рисунок 12). 1, 4, 5 и 6-й тергиты в густых черных волосках.

Окраска рабочих особей такая же, лишь может встречаться тонкая короткая желтая полоса по нижнему краю 5-го тергита. Самцы имеют более яркую окраску. Основной цвет волосков – желтый, черные волоски образуют широкую черную перевязь между основаниями крыльев и формируют тонкие черные полосы на нижних краях 4 и 5-го тергитов брюшка.



Рисунок 12 Самка *Bombus zonatus* на Lamiaceae.

## ***Bombus (Thoracobombus) humilis (=tristis) Illiger, 1802***

### **Шмель–хумилис**

Шмели средних размеров. Длина тела самок составляет 16–18 мм, рабочие особи мелкие, длина их составляет 8–12 мм, длина самцов – 14–15 мм. Длина переднего крыла самок не превышает 14–16 мм, самцов – 12 мм, рабочих особей – 9–12 мм. Голова спереди округло-сердцевидная, длина щек больше ширины основания жвал. Наличник выпуклый, его середина слабо структурирована, точки мелкие, расстояние между ними не менее чем в два раза больше диаметра точки. Поперечная полоса выражена в нижней части, особенно по бокам, она и края наличника в крупных точках. Боковые края и верхняя часть наличника в длинных светлых волосках, которые достигают верхней губы. Лоб в длинных светлых, почти белых волосках, между основаниями антенн и на темени примесь черных волосков. Щеки достаточно длинные, их длина превышает ширину основания жвал в 1,3–1,4 раза. Шмели относятся к видам со средней длиной хоботка. Длина хоботка самок достигает 12–13 мм, самцов – 10 мм, рабочих особей – 7–9 мм.

Верхний край боковых глазков заметно ниже линии, соединяющей верхние края фасеточных глаз. Расстояние от бокового до среднего глазка меньше диаметра бокового глазка, расстояние от бокового до фасеточного равно, или чуть меньше двух диаметров бокового.

Окраска шмелей очень своеобразна. Основной цвет покрывающих тело волосков светло-серый с бежевым или желтоватым оттенком, более выраженным на передней части груди, щитике и на всех тергитах брюшка, где он может становиться грязно-желтым из-за равномерной примеси коричневых волосков. Между крыльями имеется очень широкая, особенно в средней части, темная перевязь, больше напоминающая темное пятно с размытыми краями. Наиболее выражена эта перевязь у рабочих особей, наименее – у самцов. Перевязь формируется из-за примеси черных волосков, густота которых максимальна в средней части спинки. Боковые края

перевязи достигают основания крыльев. Бока и нижняя сторона тела шмелей покрыты блестящими серыми или бежевыми волосками.

***Bombus (Thoracobombus) mlokosiewitzii Radoszkowski, 1877***

**Шмель Млокосевич**

Шмели крупных и средних размеров. Длина тела самок составляет 19–22 мм, рабочих особей – 13–18 мм, самцов – 15–17 мм. Длина переднего крыла самок составляет 17–18 мм, рабочих особей – 11–15 мм, самцов – 13–15 мм. Голова округло-яйцевидная. Наличник сильно выпуклый, его центральная часть структурирована мелкими равномерно расположенными точками, расстояние между которыми составляет около двух диаметров точки. Поперечная полоса хорошо выражена, делится на две части под тупым углом центральной выпуклой частью наличника. Длина щек в 1,3 раза больше ширины основания жвал. Лоб в густых черных волосках с небольшой примесью более светлых в верхней части. Шмель относится к видам со средней длиной хоботка: его длина у самок составляет 14–15 мм, у рабочих – 8–12 мм, у самцов 11–12 мм.

Верхние края боковых глазков на линии, соединяющей верхние края фасеточных глаз. Расстояние от бокового глазка до среднего примерно равно или чуть меньше диаметра бокового глазка, от бокового глазка до фасеточного равно двум диаметрам бокового.

Окраска шмелей очень яркая, особенно у самцов. Грудь самок сверху покрыта длинными белыми или светло-серыми волосками, которые в передней части опускаются на бока примерно до основания крыльев или несколько ниже. Бока и нижняя часть груди покрыты черными волосками. Между крыльями имеется достаточно широкая перевязь из черных волосков, которая делит спинку на три примерно равные по ширине части.

Первый тергит брюшка, а также верхняя половина четвертого покрыты черными волосками, на втором и третьем тергитах черные волоски имеют большую примесь рыжеватых, их окраска кажется размытой. Нижняя половина четвертого, пятый и шестой тергиты покрыты яркими оранжевыми волосками (рисунок 13).



Рисунок 13 Самец *V. mlokosiewitzii* на *Cirsium* sp. (Asteraceae)

## ГЛАВА 4. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ ШМЕЛЕЙ РОДА *Bombus* Latr.

У шмелей достаточно сильно развит половой диморфизм, который касается размеров тела, окраски, количества члеников в антеннах, формы брюшка, отсутствия собирательного аппарата на задних конечностях самцов и другие. Зачастую, различия настолько значительны, что требуется определять шмелей, используя совершенно разные признаки у особей одного вида.

### ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ И ПОЛОВ

- 1(4)** Брюшко состоит из 6 тергитов, кончик брюшка вытянут или заострен. Усики состоят из 12 члеников. Жало имеется.
- 2(3)** На первых расширенных члениках задних лапок имеется «корзиночка». На верхней стороне брюшка волоски густые и равномерно распределенные, если есть безволосковые участки, то они к.п. имеют травматическое происхождение  
самки и рабочие рода *Bombus* Latr.
- 3(2)** Корзиночки на слабо расширенных передних члениках задних ног отсутствуют. В средней части тергитов бр. волоски короткие и редкие, через них явно видна блестящая поверхность тергитов  
самки рода *Psithyrus* Lep.
- 4(1)** Брюшко состоит из 7 тергитов, кончик брюшка закруглен. Усики состоят из 13 члеников. Жало отсутствует, вместо него имеются клешневидные гениталии.
- 5(6)** Гениталии жесткие, темно-бурого цвета, сильно склеротизированные. Тело, как правило, плотное, с толстыми хитиновыми покровами и густыми волосками  
самцы рода *Bombus* Latr.
- 6(5)** Гениталии не жесткие, желтого или светло-бурого цвета, слабо склеротизированные. Тело с тонкими хитиновыми покровами, как правило, вытянутое, волоски на всей поверхности тела

редкие, через них часто просвечивают покровы  
самцы рода *Psithyrus* Lep.

Определительные таблицы самок шмелей рода *Bombus* Latr.

**1(48)** На спинке между основаниями крыльев черные волоски образуют черную поперечную перевязь, как правило, при этом передняя часть спинки и щитик покрыты светлыми волосками.

**2(23)** Передняя часть спинки и щитик в белых волосках.

**3(15)** 1-й и 2-й тергиты брюшка в белых волосках.

**4(5)** Простые глазки расположены ниже линии, соединяющей верхние края сложных глаз. 3-й тергит брюшка в черных волосках, остальные в рыжих *B. handlirshianus* Vogt.

**5(4)** Глазки лежат на уровне верхних краев сложных глаз.

**6(13)** Щеки короткие, их длина равна или меньше их ширины у основания жвал.

**7(12)** Длина щек почти равна их ширине у основания жвал.

**8(11)** Первый членик задней лапки снаружи в густых очень коротких седоватых волосках.

**9(10)** Лоб с пучком белых волосков, передняя часть спинки, щитик, 1-й и 2-й терг.бр. в серовато-белых волосках, последние терг.бр. в оранжевых волосках *B. sichelii* Rad.

**10(9)** Вся голова в черных волосках, передняя часть спинки, щитик, 1-й и 2-й терг.бр. в чисто белых волосках, последние терг.бр. в красноватых волосках *B. incertus* Mor.

**11(8)** Первый членик задней лапки снаружи в редких волосках, блестящий. Лоб с пучком белых волосков, последние терг.бр. в оранжевых волосках *B. brodmannicus* Vogt.

**12(7)** Щеки заметно длиннее своей ширины у основания жвал.

**13(14)** Наличник и лоб с пучком длинных бело-серых или светло-желтых волосков *B. sylvarum* (L.)

**14(13)** Вся голова в черных волосках

- 15(3) 1-й и 2-й терг.бр. в волосках другого цвета.
- 16(21) 2-й терг. бр. в черных волосках.
- 17(18) 1-й терг.бр. в белых волосках, щеки очень короткие, жвалы с крупными зубцами *B. wurflenii* Rad.
- 18(17) 1-й терг.бр. в черных волосках.
- 19(20) Длина щек больше их ширины у основания жвал, 2-й терг.бр. с примесью коричневых и рыжеватых волосков  
*B.mlokosiewitzii* Rad.
- 20(19) Длина щек меньше их ширины у основания жвал, 2-й терг.бр. в черных волосках  
*B.erioporus* Klug.
- 21(16) 2-й терг.бр. в желтых или рыжих волосках.
- 22(27) 2-й терг.бр. в рыжих волосках.  
*B. pomorum* Panzer.
- 23(2) Передняя часть спинки и щитик в желтых волосках.
- 24(29) Все терг.бр. в желтых волосках.
- 25(26) Вся голова в черных волосках. Задний угол вершины 1-го членика средних лапок острый, вытянут в небольшой шип  
*B. armeniacus* Rad
- 26(25) Голова хотя бы отчасти в желтых волосках.
- 27(28) 2-й терг.бр. в желтых волосках. Лоб в черных волосках, низ тела и нога в черных волосках; затылок в желтых волосках; размеры самок крупные; крылья сильно затемненные  
*B. fragrans* Pall.
- 28(27) Лоб в желтых волосках; 2-й терг.бр. в темно-желтых волосках или в светло-коричневых  
*B. humilis* Illiger.
- 29(24) Терг.бр. отчасти или полностью в черных волосках.
- 30(33) 4-й и 5-й терг.бр. в черных волосках.
- 31(32) Все терг.бр. в черных волосках..  
*B. argillaceus* (Scop.)
- 32(31) 2-й и 3-й терг. бр. в желтых, волосках, только 4-й и 5-й в черных волосках  
*B. zonatus* Smith.
- 33(30) 4-й и 5-й терг.бр. в более светлых волосках.
- 34(41) 4-й и 5-й терг.бр. в оранжевых или красноватых волосках.

**35(36)** Глазки лежат ниже линии, соединяющей верхние края сложных глаз  
*B. handlirshianus* Vogt.

**36(35)** Глазки лежат почти на линии, соединяющей верхние края сложных глаз.

**37(40)** Щеки короткие, их длина меньше их ширины у основания жвал.

**38(39)** 1-й членик задней лапки на наружной поверхности в очень коротких и густых светлых волосках. Лоб с пучком желтых волосков  
*B. keriensis* F. Mor.

**39(38)** Щеки в 1,4 раза короче своей ширины у основания жвал, 1-й членик задней лапки снаружи в редких волосках, блестящий.  
*B. serrisquama* F. Mor.

**40(37)** Щеки длинные. Их длина намного больше их ширины у основания жвал.

**41(34)** 4-й и 5-й терг.бр. в белых или серовато-белых волосках, иногда с желтоватым оттенком.

**42(43)** 2-й терг.бр. по заднему краю с узкой перевязью желтоватых волосков.  
*B. subterraneus* (L.)

**43(47)** 2-й терг.бр. весь в черных волосках.

**44(47)** Бока груди в черных волосках.

**45(46)** Ширина перевязи из черных волосков на спинке между основаниями крыльев больше ширины перевязи из желтых волосков на передней части спинки, щеки очень длинные  
*B. hortorum* (L.)

**46(45)** Ширина перевязи из черных волосков на спинке между основаниями крыльев немного меньше ширины перевязи из желтых волосков на передней части спинки.

.....  
*B. argillaceus* (Scop.)

**47(44)** Бока груди в светло-желтых волосках, 2-й терг.бр. хотя бы в передней части в желтых волосках

.....  
*B. portchinski* Rad.

**48(1)** Поперечная перевязь из черных волосков на спинке между основаниями крыльев отсутствует.

**49(60)** Передняя часть спинки в светлых волосках, осталь-

ная часть спинки в черных волосках.

**50(51)** 5-й терг.бр. в черных волосках

*B. zonatus* Smith

**51(50)** 4-й и 5-й терг.бр. в более светлых волосках.

**52(57)** 4-й и 5-й терг. бр. в белых волосках.

**53(56)** Глазки образуют плоский треугольник. Последние стерниты бр. с белесыми волосками. Наличник короткий, несколько уплощенный.

**54(55)** Передняя часть спинки и 2-й терг.бр. в лимонно-желтых или желтовато-белых волосках; диаметр среднего глазка равен расстоянию между средним глазком и боковым глазком

*B. lucorum* (L.)

**55(54)** Передняя часть спинки в ярко-желтых волосках; диаметр среднего глазка почти в 2 раза больше расстояние между средним глазком и боковым глазком

*B. terrestris* (L.)

**56(53)** Глазки лежат на одной прямой линии. Последние стерн. бр. с ресницей оранжево-розовых волосков

*B. soroensis* F.

**57(52)** 5-й терг.бр. в рыжеватых или ярко-оранжевых волосках.

**58(59)** 4-й терг.бр. в черных волосках

.....

*B. haematurus* Kriechb.

**59(58)** 4-й терг.бр. в оранжеватых волосках

*B. pratorum* (L.)

**60(49)** Спинка полностью, без перевязей и полос, преимущественно в однотонных волосках: белых, желтых, оранжевых, рыжих или черных.

**61(66)** Все терг.бр. в желтых волосках, на 2-м терг.бр. нередко более темные - темно-желтые или светло-коричневые,

**62(69)** Спинка преимущественно в темно-желтых, оранжевых или красновато-оранжевых волосках.

**63(67)** Спинка преимущественно в желтоватых волосках, часто более темных, почти бурых, в центральной части.

**64(65)** Длина щек в 1,1 раза больше ширины у основания

жвал (рис. 5/1/). Тегулы в мелких редких ямках. Последний терг.бр. на вершине притуплен.

*B. muscorum* (L.)

**65(64)** Длина щек в 1,1 раза меньше ширины у основания жвал. Тегулы в довольно крупных и более густых ямках. Последний терг. бр. на вершине округло заострен

*B. laesus* F. Mor.

**66(61)** По меньшей мере 3-й терг.бр. в черных волосках.

**67(68)** Спинка в рыжих или ярко-оранжевых волосках, окрашена равномерно, 4-й и 5-й терг. бр. в белых волосках.

*B. hypnorum* (L.)

**68(67)** Спинка в рыжих волосках. Брюшко преимущественно черное, светлые, как правило, рыжеватые волоски имеются на 1-м и 5-м терг. брюшка

*B. pascuorum* Scop.

**69(62)** Спинка в белых или черных волосках.

**70(73)** Спинка полностью или преимущественно в белых волосках, на середине спинки иногда имеется срединное пятно из черноватых или серых волосков.

**71(72)** Длина щек больше ширины основания жвал

*B. mlokosiewitzii* Rad.

**72(71)** Длина щек меньше ширины щек у основания жвал

*B. eriophorus* Klug.

**73(70)** Спинка полностью в черных волосках. 13-й терг. бр. в черных волосках, остальные в оранжевых или в рыжих волосках

*B. lapidarius* (L.)

#### Определительная таблица самцов рода *Bombus* Latr.

**1(18)** Окраска спинки однотонная, все волоски более или менее одного цвета

**2(7)** Вся спинка в рыжих или светло-бурых волосках.

**3(6)** Волоски спинки полностью рыжего цвета.

**4(5)** 1-й и 2-й тергиты брюшка в таких же рыжих волосках, как и спинка, 3-й тергит полностью или частично в черных волос-

ках, кончик брюшка в белых волосках.

***V. hypnorum* (L.)**

**5(4)** 1-й и 2-й тергиты брюшка в более темных волосках, преимущественно в черных, часто с примесью серых или желтоватых. Кончик брюшка, как правило, в рыжих волосках.

***V. pascuorum* (F.)**

**6(3)** Волоски спинки в центре более темного, бурого или светло-бурого цвета, по краям более светлого, почти желтого, окраска брюшка такая же.

***V. humilis* Illiger.**

**7(2)** Спинка в волосках другого цвета, преимущественно в желтых или белых

**8(15)** Волоски спинки желтые, часто с небольшой примесью более темных, образующих пятно с размытыми очертаниями в центре.

**9(12)** На всех терг. бр. волоски желтого цвета, повторяющего окраску груди.

**10(11)** 3-й членик усиков короче 4-го.

***V. laesus* F. Mor.**

**11(10)** 3-й членик усиков длиннее 4-го.

***V. muscorum* (L.)**

**12(9)** Желтые волоски только на 13-м терг.бр.

**13(14)** 4-й терг.бр. в желтых волосках, 6-й в рыжих.

***V. haematurus* Kriechb.**

**14(13)** 5-й и 6-й терг.бр. в оранжевых волосках.

***V. pratorum* (L.)**

**15(8)** Волоски спинки преимущественно белого цвета, иногда с примесью более темных волосков в центре.

**16(17)** 2-й терг.бр. в оранжевых волосках, иногда с примесью черных.

***V. mlokosiewitzii* Rad.**

**17(16)** 2-й терг.бр. полностью в черных волосках.

***V. eriophorus* Klug.**

**18(1)** Окраска спинки представлена волосками двух контрастных цветов, преимущественно светлых (желтых или белых) и черных, образующих перевязи.

**19(22)** Желтые волоски формируют перевязь только в передней части спинки, остальная часть, щитик в том числе, покрыты темными волосками.

**20(21)** 5-й и 6-й терг.бр. полностью в белых волосках. На 2-м тергите перевязь из желтых волосков. *B. terrestris* (L.)

**21(20)** 5-й и 6-й терг.бр. в рыжих волосках.

*B. proteus* (L.)

**22(19)** Светлые волоски образуют две перевязи на спинке – в передней части и на щитике.

**23(44)** Перевязи на спинке образованы желтыми волосками.

**24(25)** На 2-м терг.бр. черные волоски, конец брюшка в ярко-рыжих или оранжевых волосках. *B. lapidarius* (L.)

**25(24)** 2-й терг.бр. хотя бы частично покрыт желтыми или светло-бурыми волосками.

**26(29)** 2-й терг.бр. покрыт рыжими или светло-бурыми волосками.

**27(28)** 2-й терг.бр. покрыт светло-бурыми волосками, образующими широкие поля, 4-й, 5-й и 6-й тергиты покрыты рыжеватобурыми волосками. Место обитания – степь, лесостепь.

*B. sylvarum* (L.).

**28(27)** 2-й терг.бр. покрыт рыжими волосками, образующими широкие поля, 4-й, 5-й и 6-й тергиты покрыты рыжими волосками. Место обитания – субальпика.

*B. pomorum* Panzer.

**29(26)** 2-й терг.бр. покрыт желтыми волосками.

**30(33)** Щеки короткие, их длина меньше ширины основания жвал.

**31(32)** 4-й, 5-й и 6-й тергиты покрыты белыми волосками.

*B. lucorum* (L.)

**32(31)** 4-й, 5-й и 6-й тергиты покрыты рыжими волосками.

*B. serrisquama* F. Mor.

**33(30)** Щеки длинные, их длина больше ширины основания жвал.

**34(35)** Длина щек в 1,3 – 1,5 раз больше ширины основания жвал. Конец брюшка преимущественно в рыжих волосках.

***B. soroeensis* (L.)**

**35(34)** Щеки очень длинные, их длина больше ширина основания жвал в 2 и более раз.

**36(41)** 3-й терг.бр. покрыт черными волосками.

**37(40)** Волоски на теле длинные и довольно неровные.

**38(39)** Бока груди в основном в темных волосках, 1-й терг.бр. покрыт черными волосками.

***B. hortorum* (L.)**

**39(38)** Бока груди преимущественно в светлых волосках, 1-й терг.бр. покрыт желтыми волосками.

***B. portchinsky* Rad.**

**40(37)** Волоски на теле короткие и ровные.

***B. argillaceus* (Scop.)**

**41(36)** 3-й терг.бр. покрыт светло-желтыми волосками.

**42(43)** Генит. рисунок 14 (б) ***B. subterraneus* (L.)**

**43(42)** Генит. рисунок 14 (а) ***B. zonatus* Smith.**

**44(23)** Перевязи на спинке образованы белыми или светло-серыми волосками.

**45(52)** Первые терг.бр. покрыты белыми или светло-серыми волосками, такими же, как и перевязи на спинке.

**46(49)** Голова преимущественно в черных волосках.

**47(48)** 1-й терг.бр. покрыт белыми или с примесью серых волосками. Конец брюшка в рыжих или светло-бурых волосках.

***B. brodmannicus* Vogt.**

**48(47)** 1-й и 2-й терг.бр. покрыты серыми волосками. Конец брюшка в рыжих или светло-бурых волосках.

***B. handlirschianus* Vogt.**

**49(44)** На голове имеется выраженный пучок светлых волосков.

**50(51)** 1-й и 2-й терг.бр. покрыты серыми волосками. Конец брюшка в рыжих или светло-бурых волосках.

***B. sichelii* Rad**

**51(50)** 1-й терг.бр. покрыт белыми или светло-серыми волосками. Конец брюшка в рыжих или светло-бурых волосках. Челюсти с выраженными зубцами.

***B. wurflenii* Rad.**

**52(45)** 1-й терг.бр. покрыт черными волосками. Конец брюшка в рыжих волосках.

***B. keriensis* F. Mor.**

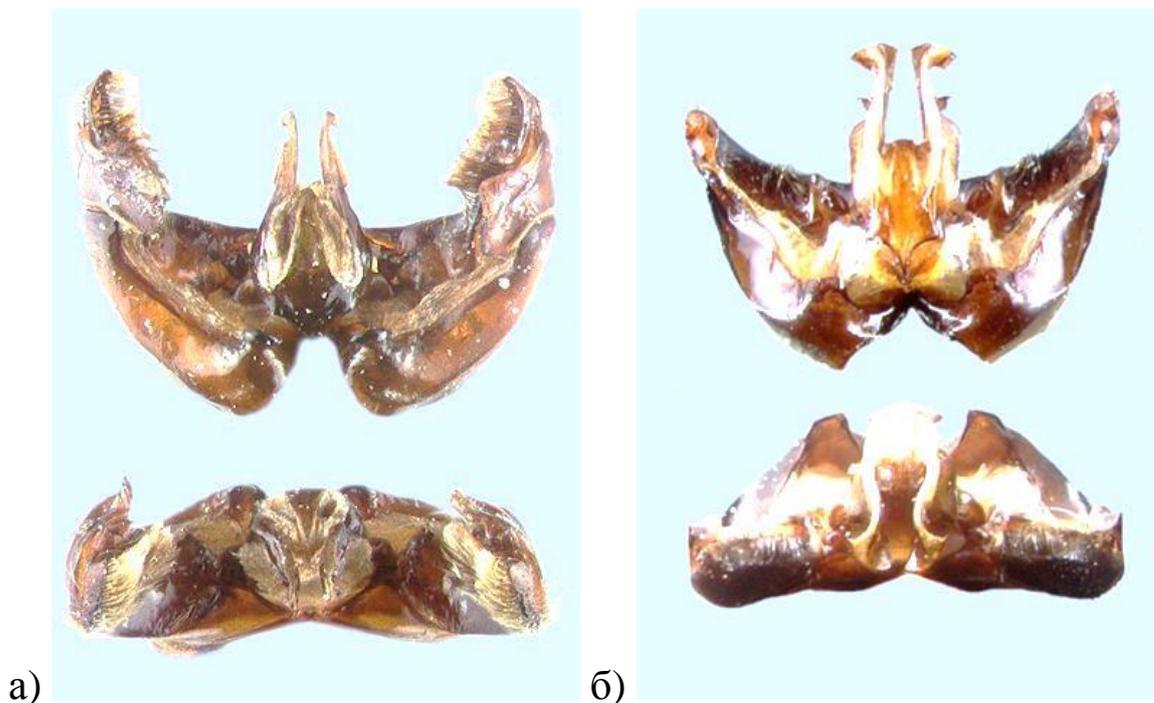


Рисунок 14 – а) *B. zonatus*; б) *B. subterraneus*. (Фото Р. Williams)

При определении шмелей, желательно иметь материал обоего пола, поскольку ряд видов достаточно хорошо определяется по самкам, другие только по самцам. Самцы, относящиеся к разным под родам, как правило, хорошо отличаются гениталиями и могут быть определены до под рода только по ним.

## ГЛАВА 5. ФЕНОЛОГИЯ ШМЕЛЕЙ

Многообразии природных и антропогенных ландшафтов на территории Краснодарского края предопределило формирование различных экологических приспособлений у обитающих здесь насекомых, в том числе и шмелей, позволяющих им оптимально использовать имеющиеся здесь пищевые ресурсы разной степени доступности. Особенное значение для шмелей, как для насекомых-антофилов с растянутым периодом жизни семьи, имеет трофический конвейер пыльценосных и нектароносных растений, особенный в каждом ландшафте, приспособления к использованию которого позволяет им существовать. Полилектичность – это одно из таких приспособлений. Другим является формирование такого фенологического календаря, который позволяет шмелям различных видов – обитателям самых разнообразных экотопов – приспособиться к трофическому использованию произрастающих здесь растений.

Результатом адаптивной революции, а для некоторых видов шмелей и ее процессом, являются четыре основных стратегии существования. Примером одной из них может служить фенологический цикл классического степного вида *Bombus argillaceus*. Формирование подобного цикла (таблица 2) возможно связано с особенностями степной растительности, для которой характерна весенняя и раннелетняя вегетация большинства видов растений, в том числе и энтомофильных. Самки степных видов шмелей (примерно такой же цикл характерен и для *B. muscorum*) появляются одними из первых – в марте или начале апреля и рано приступают к закладке гнезд. Уже в начале августа, когда основная масса степных растений высыхает и не способна прокормить шмелиную семью, оплодотворенные самки нового поколения уходят на зимовку. Эта стратегия продолжает существовать в неизменном виде и в населенных пунктах, обеспечивающих кормом в достаточном количестве другие виды шмелей, обитающих совместно с *B. argillaceus*.

Вторая стратегия, альтернативная первой, характерна для альпо-бореальных видов, в том числе для горных кавказских видов шмелей. Этот тип фенологического цикла описан в таблице 3 на примере *Bombus mlokosiewitzii*. Особенностью горной флоры является ее позднее освобождение из-под снега и продолжительное цветение. Местные виды шмелей поздно выходят с зимовки – в середине мая, кормятся на эфемероидах и пик развития семьи приходится на вторую половину лета. Именно в это время наблюдается массовое цветение энтомофильных растений на большом интервале высот, охватывающем всю субальпику и альпику. По мере стаивания снежников полоса цветущих растений поднимается выше, таким образом, шмели всех обитающих здесь видов получают стабильные источники корма в течение всего периода развития семьи. Поэтому этот период растянут на все лето. Оплодотворенные самки уходят на зимовку в конце августа – начале сентября, незадолго до похолоданий. В теплые годы самцы встречаются в альпийской зоне до заморозков.

Третий тип стратегии (таблица 5) формируется под влиянием антропогенных факторов и характерен для Краснодара, где формируются особые условия, действие которого на шмелей неоднозначно. Положительным фактором является расширение трофического конвейера за счет большого количества декоративных растений. В то же время повышенный уровень шума, загазованность, хозяйственная деятельность человека имеют отрицательные последствия. Именно на счет совокупности этих факторов можно отнести более ранний выход самок-основательниц с зимовки и более продолжительные сроки лета всех стадий. Особенно это хорошо проявляется осенью, на примере продолжительности лёта второго поколения рабочих, которые появляются в конце июня – начале июля и продолжают активность до начала октября. В то же время, за пределами города, где количество источников корма гораздо меньше, они исчезают в начале сентября, что свидетельствует об отмирании семей в эти более ранние сроки. Особенно интересным свидетельством наличия беспокоящих факторов является спорадическая ак-

тивность одиночных самок до ноября, и даже начала декабря, которые кормятся на осенних клумбах. Основная их часть уходит на зимовку в середине сентября.

Четвертый тип стратегии выявлен только для одного вида – *V. zonatus*, обитающего на Таманском полуострове, где на большей части территории существует только он. В первую очередь, для этого вида характерно воспитание трех поколений рабочих особей, в отличие от всех остальных видов, воспитывающих не более двух поколений рабочих. Третье поколение рабочих появляется одновременно с самцами и половозрелыми самками и продолжает активность вместе с ними до середины сентября, при этом даже в сентябре наблюдается сбор пыльцы рабочими особями, то есть определяет наличие личинок в гнезде. Возможно, это связано с уменьшением количества корма во второй половине лета в степных биоценозах, характерных для данного вида, и более медленным в связи с этим развитием половозрелых самок и самцов. В этом случае такая стратегия является альтернативной по отношению к другим степным видам (таблицы 2, 4), завершающим развитие полового поколения до высыхания степи.

Наличие четырех стратегий выживания в различных ландшафтах, наряду с другими приспособительными особенностями этой группы насекомых, предопределяет успешность шмелей. В то же время определенная пластичность, характерная, например для *V. terrestris*, обуславливает их приспособляемость к быстро меняющимся условиям среды.









## ГЛАВА 6. СУТОЧНЫЙ РИТМ ФУРАЖИРОВОЧНОЙ АКТИВНОСТИ ШМЕЛЕЙ

Суточный ритм активности шмелей представляет достаточный интерес в связи с воздействием на него всех групп абиотических и биотических факторов, которые способны оказывать влияние на фуражиров. К основным абиотическим факторам, имеющим наибольшее воздействие на фуражиров в условиях горного климата можно отнести осадки и, в некоторой степени, низкие температуры и облачность (Конаков Н. Н. и др., 1941). На продолжительность активности наибольшее влияние оказывает длина светового дня. Отсутствие экстремально высоких (более 30 °С) дневных температур и достаточно высокая круглосуточная влажность стимулируют высокую активность шмелей в течение всего светового дня. Конаков и сотр. указывает также на большую толерантность самок шмелей, в отличие от рабочих-фуражиров, к низким температурам.

Двухвершинность графика суточной численности типична (Конаков Н. Н. и др., 1941) только для равнинных (лесостепных) территорий. Для горных шмелей более характерным является одновершинный график активности. Наши наблюдения в целом подтверждают эти выводы, однако позволили обнаружить некоторые особенности суточной активности, связанные, в основном, с биотическими факторами, такими как стадии развития шмелиной семьи, особенности кормовых растений и конкурентные отношения между потребителями нектара.

На рисунке 15 представлены графики суточной активности шмелей на различных кормовых растениях в течение одного дня. Лет начинается при температуре 8 °С, что является, по-видимому, минимумом температурной активности для рабочих шмелей. На *Symphytum asperum*, который является одним из наиболее привлекательных для всех видов шмелей кормовых растений, в течение всего дня наблюдается стабильный лет фуражиров с максимумом в 1215 часов, что соответствует максимальной температуре 2224 °С. Иную картину можно наблюдать на борщевиках (*Heracleum sibir-*

*cum* и *H. montegazzianum*). Здесь максимум лета фуражиров приходится на утренние часы при температуре, не превышающей 20 °С и обильной росе, что препятствует посещению этих цветков с небольшой глубиной венчика другими опылителями.

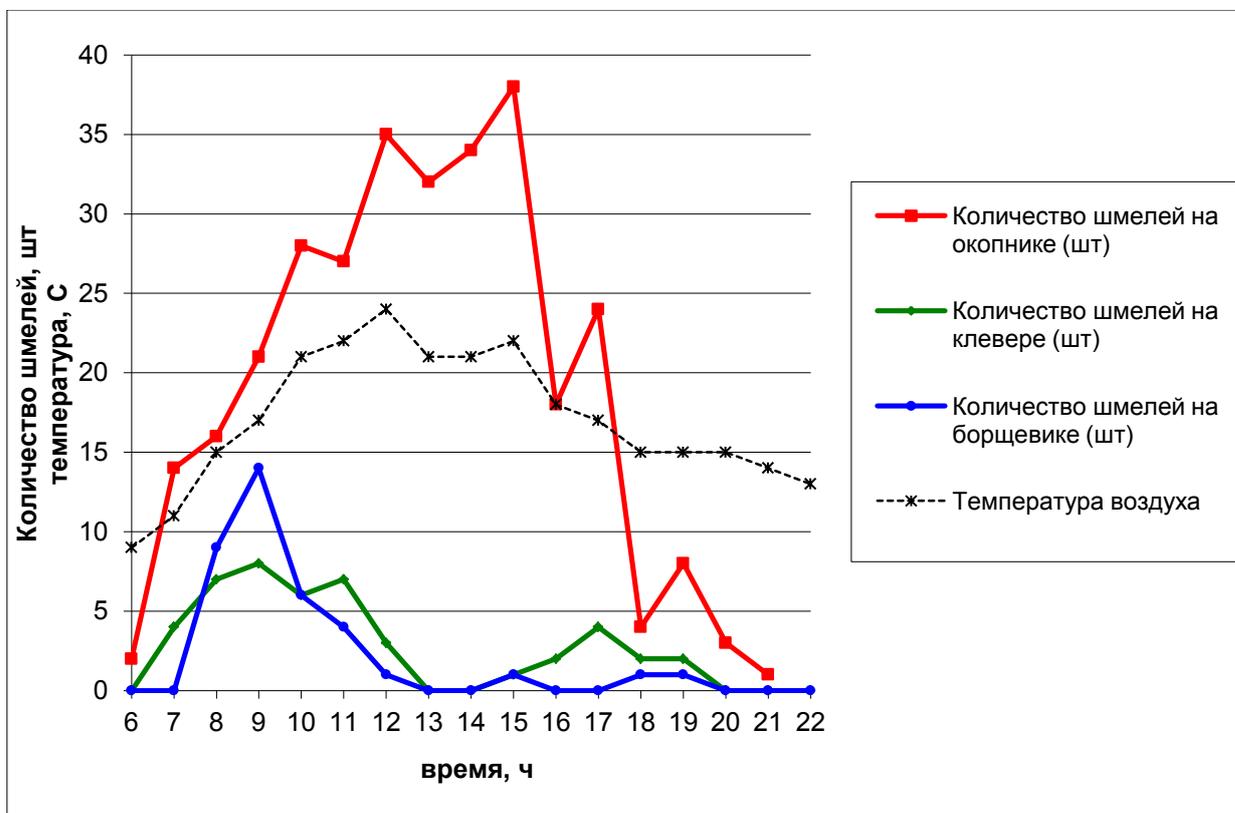


Рисунок 15 – Суточный ритм фуражировочной активности шмелей 18 июля 1998 года в Камышановой поляне на высоте 1240 м над у.м. (верхний лесной пояс)

На рисунке 16 представлено изменение количества посетителей цветков борщевиков в течение дня. Утром, при росе и низкой температуре большую часть составляют шмели. После повышения температуры до плюс 20 °С и обсыхания количество насекомых резко возрастает, и большую часть из них составляют представители двукрылых. Кроме них (в разделе другие) на борщевике встречаются жесткокрылые, чешуекрылые и другие представители перепончатокрылых, кроме шмелей, такие как различные осы и наездники. Эта масса потребителей нектара почти полностью вытесняет шмелей с борщевиков, которые до конца светового дня встречаются на нем лишь эпизодически. Клевер (сюда включены представители как минимум четырех видов *Trifolium*), который при прочем

обилии цветущих растений с более короткими венчиками цветков и легко доступными ресурсами, не является особенно привлекательным для шмелей, посещается фуражирами утром и вечером, при температуре плюс 13-17 °С и влажности 85-90%, которые способствует максимальному нектароотделению.

Кроме того, при учетах суточного ритма нельзя не принимать в расчет видовые и этологические особенности фуражиров при посещении ими различных кормовых растений, в том числе способность выбирать наиболее продуктивные в определенное время суток виды растений, что продемонстрировано рисунками 22-25.

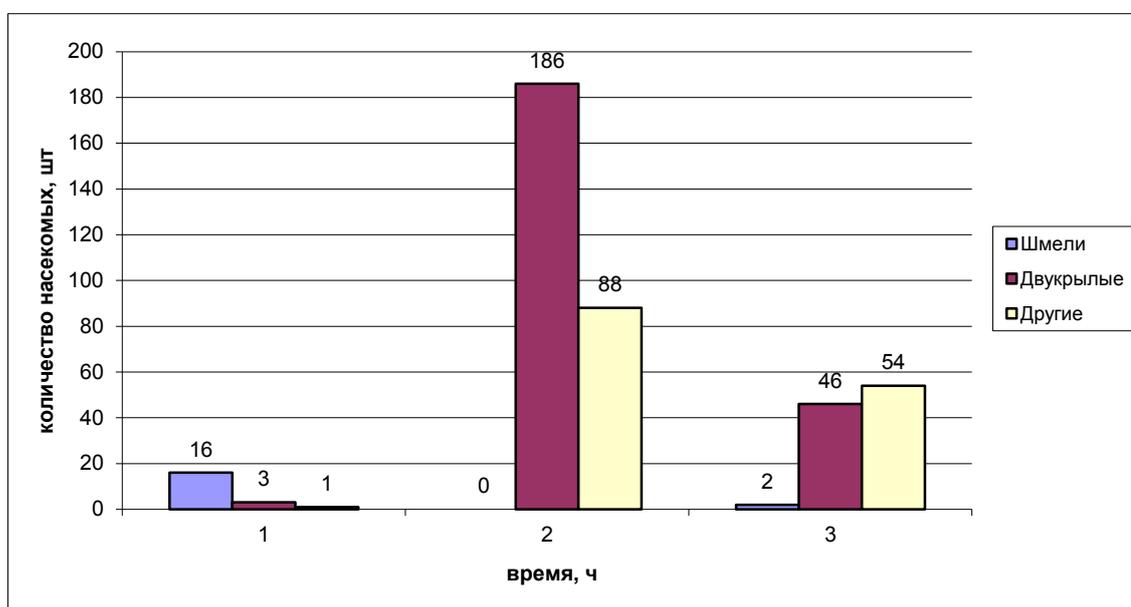


Рисунок 16 – Количество насекомых на соцветиях борщевиков (*Heracleum* sp.) 19 июля 1998 года в Камышановой поляне на высоте 1240 м над у.м. (верхний лесной пояс)

На рисунке 17 представлена суточная динамика посещения самками шмелей основных весенних кормовых растений. С белокопытника самки берут в основном нектар. Соответственно эти растения посещаются только теми самками, которые еще не основали гнезд и находятся в поиске, а фуражировкой занимаются только ради собственного пропитания. Пик посещения белокопытника приходится на 9:00–11:00 часов при температуре около плюс 10...14 °С, что соответствует кормлению самок после ночевки. В дальнейшем численность самок на белокопытнике постепен-

но снижается и прекращается раньше, чем на других растениях. С трех видов ив (*Salix*) самки шмелей берут только пыльцу, поэтому посещают иву только самки, которые уже основали гнезда и выкармливают расплод или делают первоначальные запасы пыльцы для откладки яиц. Фуражировка на ивах начинается уже в 7:00 часов утра при температуре плюс 2 °С, это минимальная температура воздуха, при которой отмечался лет самок.

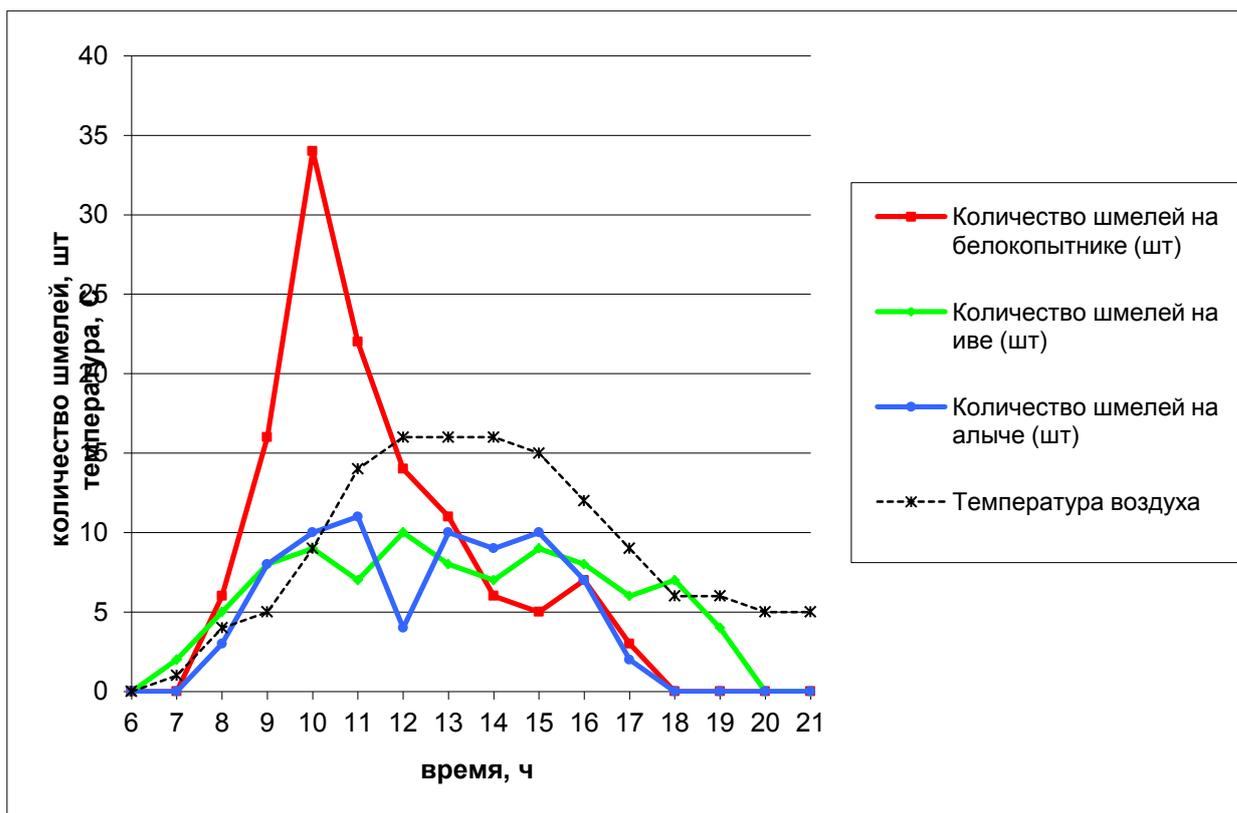


Рисунок 17 – Суточная динамика лета шмелей 24 апреля 1999 г. в Камышановой поляне

Лет достигает максимума уже к 9 часам утра при температуре плюс 8 °С и практически без изменений численности фуражирующих самок продолжается до 18:00 часов, когда температура воздуха понижается до плюс 6...5 °С. Повышение температуры до плюс 16 °С не оказывает влияние на количество опылителей, что еще раз подтверждает достижения максимума при более низких температурах. Примерно ту же ситуацию можно наблюдать на цветущей алыче, с цветков которой шмели берут и пыльцу, и нектар. Ее посеща-

ют тоже в основном самки, уже имеющие гнезда и собирающие пыльцу.

Динамика численности самок на цветках алычи в целом сходна с таковой на ивах, провал численности в 12:00 часов является, скорее всего, погрешностью учетов.

Рисунок 18 дополнительно демонстрирует независимость суточных ритмов фуражировки самок от колебаний температуры. Исследования проводились практически в одно и то же время на одном кормовом объекте (*Lamium maculatum*) в ботаническом саду биологического факультета КГУ в Краснодаре и в станице Полтавской. Температура воздуха 1 измерена для Краснодара, температура 2, соответственно, для Полтавской. Суточная разница в температуре воздуха составляла до 10 °С.

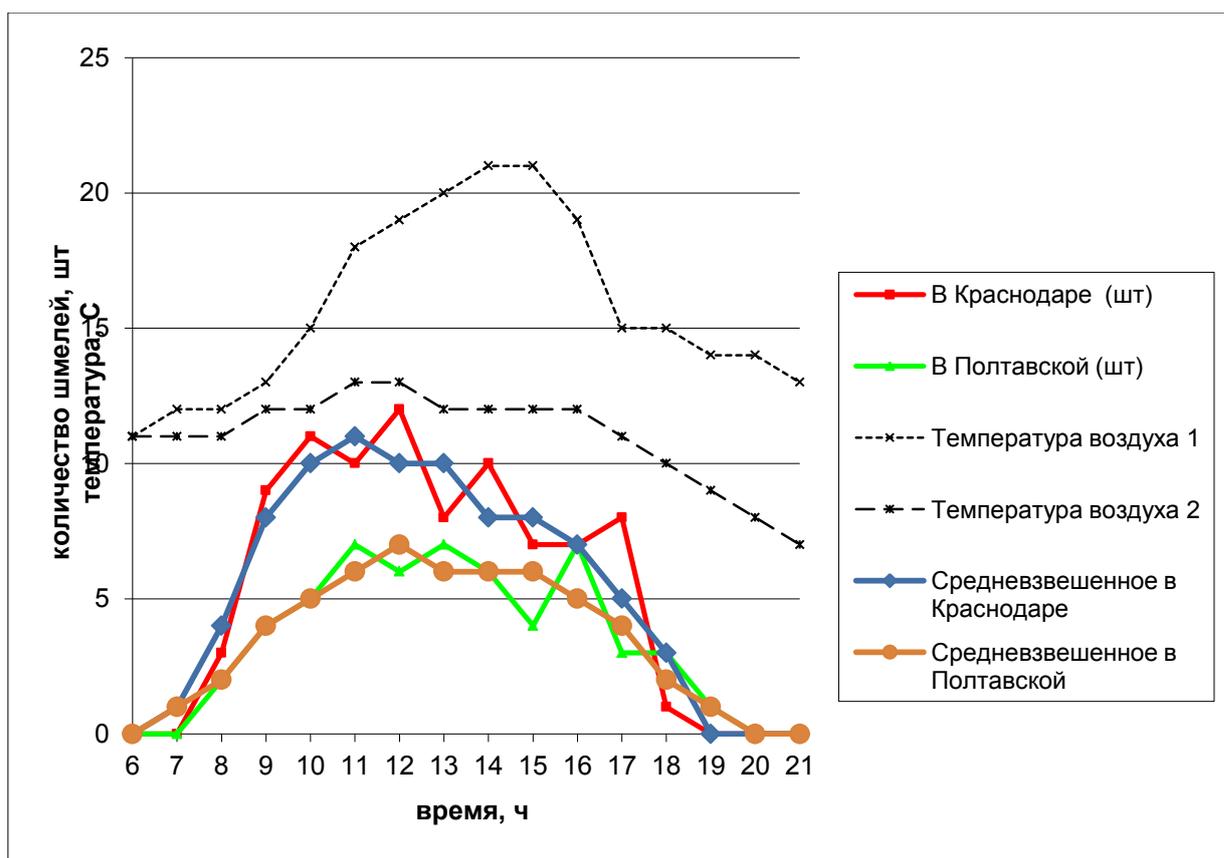


Рисунок 18 – Динамика лета шмелей на *Lamium maculatum* 14 апреля 1997 г в Краснодаре (1) и 16 апреля в ст. Полтавской (2)

Несмотря на эти различия графики ритма численности показали определенное сходство, что было подтверждено дополнитель-

ным расчетом средневзвешенного, позволившего избежать излишней кривизны отдельных частей графиков. Своего максимума численность фуражиров достигает к 10:00 часам дня и продолжает поддерживать свой уровень с незначительными колебаниями до 16–17 часов при температуре 12...13 и 15...11 °С соответственно. Небольшой пик наблюдается в первой половине дня и в полдень, что в целом коррелирует с суточным ритмом численности опылителей на белокопытнике. Отличия графиков касаются лишь их амплитуды, что объясняется объективными различиями численности шмелей в разных населенных пунктах. Таким образом, очевидно, что суточный ритм численности в данном случае зависит только от времени суток и длины светового дня, а не от температуры воздуха, инсоляции и прочих абиотических параметров.

Резюмируя все вышесказанное, можно сделать выводы, что на суточный ритм фуражировки влияние оказывает не только нижний и верхний пороги температуры, но и огромное количество других (Фегри К., ван дер Пэйл Л., 1982), как абиотических, так и биотических факторов, к основным из которых относятся:

- длина светового дня;
- особенности нектароотделения кормовых растений и их доступность для фуражиров;
- стадии развития шмелиной семьи;
- присутствие конкурентов из других систематических групп;
- видовые и индивидуальные особенности фуражиров.

## ГЛАВА 7. ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ШМЕЛЕЙ

Шмели, являясь полилектичными пчелами, способны посещать практически все растения, с которых можно взять пыльцу или нектар. Развитие шмелиной семьи предполагает использование растений, цветущих в течение длительного периода времени и последовательно сменяющих друг друга, формируя цветочный конвейер. Причем, используя пыльцу для выкармливания личинок и нектар для питания взрослых особей, шмели способны регулировать количество поступающих в гнездо ресурсов не только в течение дня, но и в течение сезона.

В Краснодарском крае Л. Я. Моревой достаточно полно изучены трофические связи медоносной пчелы (2005). Нами более или менее полно изучены трофические связи 27 видов шмелей рода *Bombus*. К настоящему времени достоверно изучено посещение шмелями не менее 350 видов растений из 47 семейств (таблица 6). Особенно важным представляется возможность использования шмелей как опылителей сельскохозяйственных и лекарственных культур, используемых в качестве продуктов питания и источников лекарственных препаратов для человека и животных, а также декоративных, которые служат озеленением в населенных пунктах.

Ниже приводятся трофические связи отдельных видов шмелей Краснодарского края.

Таблица 6 Семейства и количество видов растений, посещаемых шмелями на Северо-Западном Кавказе

Виды шмелей ( <i>Bombus</i> )		Семейства растений (число в ячейке – количество посещаемых видов)																					
		Asteraceae	Fabaceae	Lamiaceae	Rosaceae	Boraginaceae	Rhanunculaceae	Scrophulariaceae	Dipsacaceae	Apiaceae	Liliaceae	Onagraceae	Cucurbitaceae	Caryophyllaceae	Campanulaceae	Crassulaceae	Valerianaceae	Malvaceae	Geraniaceae	Rubiaceae	Primulaceae	Salicaceae	Balsaminaceae
1.	<i>B. lucorum</i>	33	14	24	19	5	8	11	11	6	7	3		3	7	3	3	4	5	1	5	3	1
2.	<i>B. terrestris</i>	26	22	16	23	3	5	5	4	4	5	2	7	2	1	2	1	7	1	1		1	1
3.	<i>B. subterraneus</i>	18	12	18	4	5	7	10	9	5	7	2		2	7	3	2	1		1	5		1
4.	<i>B. hortorum</i>	21	20	22	7	6	8	12	8	4	6	3		2	5			4			5	3	1
5.	<i>B. pascuorum</i>	44	31	34	33	7	7	15	11	7	10	5	7	3	7	3	3	7	4	2	5	4	2
6.	<i>B. soroensis</i>	14	3	11	6	3	3	11	6	3	4	2			1								
7.	<i>B. silvarum</i>	17	20	14	26	2	4	5	3		2	2	7		1			6		1			1
8.	<i>B. argillaceus</i>	5	16	9	1	2	5	2	1		3		7	2				6					1
9.	<i>B. ruderatus</i>	3	11	1		1	4	1		1								3					
10.	<i>B. muscorum</i>	19	20	14	26	2	5	5	3	2	3	1	7	2	1	2		7		1			1
11.	<i>B. zonatus</i>	6	11	9	6	2	3	2	4		1			1				2	1				
12.	<i>B. haematurus</i>	22	7	19	11	5		11	2	4	4	1		3	3			2		2	1	3	1
13.	<i>B. lapidarius</i>	28	14	11	26	4	3	5	4	7	7	1	7			3	2	5	2	2	1	4	2
14.	<i>B. humilis</i>	11		2		3	5		4	5													
15.	<i>B. handlirschianus</i>	10	1	4	1			3	6			2											
16.	<i>B. cullumanus</i>								2														
17.	<i>B. hypnorum</i>		4	1					2														
18.	<i>B. mlokosiewitzii</i>	16	7	13	11	5	7	11	10	5	4	2		2	4					1	5	3	1
19.	<i>B. wurflenii</i>	8	1	3		1	2		7	3		2											
20.	<i>B. sihelii</i>		1																				
21.	<i>B. keriensis</i>	4		3					7	5		2											
22.	<i>B. pomorum</i>		3						1														
23.	<i>B. eriophorus</i>	8		3	2		2		6	5	1						1						
24.	<i>B. brodmannikus</i>		4																				
25.	<i>B. proteus</i>	14	3	11	6	3	3	11	6	3	4	2			1								
26.	<i>B. pratorum</i>	25	1	19	13	6		12	7	6	4	3			5				4	1	5	3	1
27.	<i>B. portchinsky</i>	7		5		3	5	3	4														

Продолжение таблицы 6.

Ви- ды шм еле й ( <i>Вотбус</i> )	Семейства растений																						Всего			
	Plumbaginaceae	Fagaceae	Cupressaceae	Hippocastanaceae	Grossulariaceae	Caesalpiniaceae	Aristolochiaceae	Papaveraceae	Cistaceae	Polygalaceae	Solanaceae	Fumariaceae	Brassicaceae	Vacciniaceae	Oleaceae	Caprifoliaceae	Juglandaceae	Polygonaceae	Ranunculaceae	Tiliaceae	Convolvulaceae	Mimosaceae	Philadelphaceae	Bignoniaceae	Orchidaceae	Семейств
1.				1		1		1	1	1	1	2	1		4			1		1				1	32	192
2.	2	2	1	1	4	1	1	2		4		3	1	1						1					40	176
3.									1	1	2		1							1				2	25	171
4.								1	1	1	2		1		5					1	1			2	25	171
5.	2	2	2	2	4		1	3	1	1	5	3	2	1	6	1	1	1	1	3	1	1	3	2	47	324
6.								1	1	1	2		1							1					17	73
7.	2				4		1	3			3						1	1					1		23	127
8.		1		1	4		1											1		1			1	3	22	75
9.	2																								9	27
10.					4	1	1	1			4					1	1	2	1				1		28	138
11.	1							1			1														16	52
12.			4							2	1														20	108
13.				1	4	1		1		4		3		1	3	1	1	1	1	1			1		34	162
14.									1				1												8	32
15.																									7	27
16.																									1	2
17.																									3	7
18.											2		1		3										20	113
19.								1	1				1												11	27
20.																									1	1
21.																									5	21
22.																									2	4
23.																									8	28
24.																									1	4
25.								1	1		2		1							1					17	73
26.											1				3										18	119
27.																									6	27
																									47	335

*Bombus lucorum* посещает 192 вида растений из 32 семейств. Трофические связи этого шмеля изучены наиболее полно. Поскольку ареал вида в целом совпадает с границей лесной зоны, захватывая некоторую часть субальпики, то и в список кормовых растений попадают в основном лесные виды, приуроченные к широколиственным и смешанным лесам, опушкам и лесным полянам, а также субальпийским лугам. Список дополняется некоторыми культурными и декоративными растениями, выращиваемыми человеком. Вид относится к короткохоботковым шмелям (длина хоботка от 7 мм у рабочих особей, до 11 мм у самок), поэтому список ограничивается растениями, длина венчика которых не превышает (за редким исключением) 1011 мм. Основу питания составляют растения из 6 следующих семейств: Asteraceae (33 вида), Lamiaceae (24 вида), Rosaceae (19 видов), Fabaceae (14 видов), Scrophulariaceae (11 видов) и Dipsacaceae (11 видов), которые включают 58,3 % всех кормовых растений. В течение периода развития шмелиных семей (апрель-август) в различных местах ареала *B. lucorum* наиболее аттрактивными являются разные виды растений, последовательно сменяющие и дополняющие друг друга, формируя, таким образом, цветочный конвейер, остающийся более или менее постоянным в течение многих лет и нарушающийся при изменении среды обитания видов. В весеннее время основу питания самок составляют различные виды *Salix* (Salicaceae), *Primula* (Primulaceae), *Petasites* (Asteraceae), а также *Prunus*, *Malus*, *Pyrus* и *Crataegus* (Rosaceae). В северо-западной части ареала в предгорных лесах в апреле-мае важное значение имеют также *Geum urbanum* (Asteraceae) и *Lamium maculatum* (Lamiaceae), в качестве источника пыльцы также используются местные виды *Juniperus* (Cupresseceae). В мае-июне наибольшее значение приобретают различные виды Fabaceae и Rosaceae. Затем *Heracleum* (Apiaceae), *Symphytum* (Boraginaceae), различные виды Asteraceae с растянутым периодом цветения, Malvaceae и Dipsacaceae. В конце лета молодые самки, самцы и последние рабочие докармливаются на *Carduus*, *Sonchus*, *Arctium*, *Inula* (Asteraceae) и *Alcea* (Malvaceae). Ряд видов растений с глубоким

венчиком шмели оперируют, прогрызая венчик сбоку у основания чашечки вблизи от нектарников.

*Bombus terrestris* посещает 176 видов растений из 41 семейства. Список кормовых растений включает практически все энтомофильные растения равнинной части края, глубина венчика которых не превышает 1011 мм, что коррелирует с длиной хоботка самок этого вида. Те растения, из которых достать нектар не получается, как, например *Lamium maculatum* (Lamiaceae), являющуюся основным кормовым растением самок в апреле-мае, шмели оперируют, прогрызая венчик сбоку. Основу кормовых растений составляют представители 5 семейств: Asteraceae (26 видов), Rosaceae (23 вида), Fabaceae (22 вида), Lamiaceae (16 видов), которые включают более 55 % всех видов посещаемых растений. Кроме яснотки пятнистой вылетающие с зимовки самки используют, хотя и в меньшей степени, *Lamium purpureum* и *Glechoma hederacea* (Lamiaceae). Основную массу кормовых растений составляют культурные растения. Отмечается активный лет самок на цветущие косточковые и семечковые плодовые деревья *Prunus*, *Malus*, *Pyrus*, *Cydonia*, *Armeniaca*, *Cerasus*, *Persica* (Rosaceae), особенно интенсивно посещаются *Cydonia oblonga* и *Prunus divaricata*. Пыльцу берут с *Salix viminalis* (Salicaceae), *Juniperus virginiana* (Cupressaceae), *Quercus pubescens* (Fagaceae). Для сбора нектара шмели оперируют цветки *Syringa vulgaris* (Oleaceae), *Aesculus hippocastanum* (Hippocastanaceae). Активно посещаются все ягодные культуры *Ribes nigrum*, *R. aureum*, *R. vulgare*, *Grossularia reclinata* (Grossulariaceae), *Rubus idaeus*, *R. tomentosus* (Rosaceae). Рабочие шмели всех возрастов начинают посещать *Medicago*, *Vicia*, *Lotus*, *Lathyrus*, *Coronilla*, *Melilotus* (Fabaceae), хотя особенных привязанностей этого шмеля к бобовым растениям не наблюдается из-за глубокого венчика и особенностей соцветий, затрудняющих посещение цветков, и *Sonchus*, *Carduus*, *Arctium*, *Cirsium* (Asteraceae). Очень активный сбор пыльцы наблюдается с анемофильных культурных пасленовых *Lycopersicon esculentum* и *Solanum tuberosum* (Solanaceae). Рабочие особи всех возрастов активно участвуют в опылении бахчевых культур (Cucurbi-

taceae). С июля главную роль в обеспечении шмелей пыльцой и нектаром играют *Alcea* и *Hybiscus* (Malvaceae), а также, в населенных пунктах большинство декоративных Asteraceae: *Tagetes*, *Zinnia*, *Cosmos*. За пределами антропогенных ландшафтов дикорастущие Asteraceae, Brassicaceae, Lamiaceae, Dipsacaceae, Plumbaginaceae, Rubiaceae, Apiaceae. В августе-сентябре шмели частично начинают использовать *Aster*, *Dahlia* (Asteraceae) из декоративных растений и *Solanum melongena*, *Capsicum annuum* (Solanaceae) из овощных. Готовящиеся к зимовке самки докармливаются на *Hibiscus syriacus* (Malvaceae), *Sonhus sp.*, *Arctium lappa*, *Carduus sp.* (Asteraceae), *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae).

*Bombus wurflenii* посещает 27 видов растений из 11 семейств. Все они относятся к альпийской и субальпийской флоре. Данный вид шмеля входит в группу короткохоботковых (длина хоботка 69 мм), что ограничивает его круг питания коротковенчиковыми растениями. Однако данный вид является ведущим «оператором», что расширяет его границы практически на все энтомофильные растения, независимо от длины венчика цветка. В то же время не было отмечено ни одного посещения представителей Apiaceae, кроме *Astrantia*, активно используемых другими видами короткохоботковых шмелей, обитающих в тех же биоценозах. Основное значение имеют Asteraceae (8 видов) и Dipsacaceae (7 видов). Также используются Lamiaceae и Apiaceae (по 3 вида), Ranunculaceae (5 видов) и Onagraceae (2 вида), Fabaceae, Boraginaceae, Polygalaceae, Cistaceae и Vacciniaceae (по 1 виду). Шмели выходят из мест зимовки достаточно поздно – в июне, поэтому имеют обильный и постоянный источник корма. В начале июня самки посещают доцветающие *Adonis vernalis* и *Anemone ranunculoides* (Ranunculaceae), а также *Betonica grandiflora* (Lamiaceae). К июлю переходят на обильно зацветающие *Knautia*, *Cephalaria*, *Scabiosa* (Dipsacaceae), *Thymus* (Lamiaceae), *Astrantia* (Apiaceae). В августе большая часть фуражиров и вылетающих молодых самок отмечаются на *Onobrychis petraea* (Fabaceae) всех видов *Aconitum* (Ranun-

culaceae), которые они оперируют. Самцы предпочитают кормиться на *Astrantia* и *Scabiosa*.

*Bombus cullumanus (serrisquama)* отмечен на 2 видах растений, принадлежащих к Dipsacaceae (*Cephalaria gigantea* и *C. brevipalea*). В силу редкости и малочисленности этого шмеля его трофические связи на территории Краснодарского края остаются практически неизвестными. Можно предположить, что основными кормовыми растениями, кроме Dipsacaceae, являются представители семейств Apiaceae и Asteraceae, поскольку *B. cullumanus* имеет небольшой хоботок.

*B. soroensis* и *B. proteus* посещают очень сходный спектр растений, включающий 73 вида из 14 семейств. Основу питания составляют растения верхнего лесного и субальпийского пояса из семейств: Asteraceae (14 видов), Lamiaceae и Scrophulariaceae (по 11 видов), Rosaceae и Dipsacaceae (по 6 видов), включающие около 65% всех посещаемых видов. Весной в начале мая вылетающие самки берут пыльцу и нектар с *Petasites* (Asteraceae), *Muscari* (Liliaceae) и *Crataegus monogyna* (Rosaceae), в субальпике с *Adonis vernalis* и *Anemone ranunculoides* (Ranunculaceae). К середине июня практически все фуражиры встречаются на зацветающих растениях *Pedicularis* и *Rhinantus* (Scrophulariaceae) и практически всех Lamiaceae с неглубоким венчиком. К концу июля основу питания рабочих особей и самцов составляют виды *Cicerbita* и *Cirsium* (Asteraceae) и *Rubus* (Rosaceae) в лесном поясе; *Astrantia* (Apiaceae), *Cephalaria*, *Knautia* и *Scabiosa* (Dipsacaceae) в субальпике.

*B. portchinsky* отмечен на 27 видах растений из 6 семейств, в большинстве своем произрастающих в верхнем лесном, а также субальпийском и альпийском поясах. Основными из них являются представители Asteraceae (7 видов), Lamiaceae и Ranunculaceae (по 5 видов), Dipsacaceae (4 вида), а также Boraginaceae и Scrophulariaceae (по 3 вида). Вид относится к длиннохоботковым шмелям (длина хоботка самок достигает 16 мм), поэтому основу питания составляют растения с глубоким венчиком. Из астровых это *Centaurea* и *Cirsium*, из лютиковых – *Aconitum* и *Delphinium*; причем осо-

бенно активно посещается игнорируемый большинством других длиннохоботковых видов *A. nasutum*. В лесном поясе посещаются *Prunella vulgaris* (Lamiaceae), а также все виды *Stachis* (Lamiaceae) и *Symphytum* (Boraginaceae). Как и практически все субальпийские виды шмелей *Bombus portchinsky* активно берет пыльцу и нектар со всех видов *Cephalaria* и *Scabiosa* (Dipsacaceae).

*B. hortorum* посещает 171 вид растений из 25 семейств. Поскольку данный вид имеет один из самых широких ареалов, то и список его кормовых растений включает лесные (по большей части), субальпийские и альпийские виды. Основные семейства: Lamiaceae (22 вида), Asteraceae (21 вид), Fabaceae (20 видов), Scrophulariaceae (12 видов), Ranunculaceae и Dipsacaceae (по 8 видов), Rosaceae (7 видов), Boraginaceae и Liliaceae (по 6 видов), Campanulaceae, Caprifoliaceae и Primulaceae (по 5 видов), что по совокупности составляет более 70 % видов посещаемых растений. Данный вид шмеля относится к одним из самых длиннохоботковых (длина хоботка самок достигает 23 мм), поэтому практически все виды кормовых растений имеют длинный или очень длинный венчик; некоторые из них преимущественно опыляются именно фуражирами данного вида шмеля.

В весеннее время вылетающие с зимовки самки-основательницы берут пыльцу и нектар с различных видов *Primula* (Primulaceae) и *Corydalis* (Fumariaceae), а также с *Petasites* (Asteraceae). Очень важными являются Boraginaceae: *Lycopsis orientalis* и *Nonea lutea*, которые активно предпочитают самками, фуражирующими под пологом леса. Основным источником пыльцы являются практически все местные виды (отмечен на трех) *Salix* (Salicaceae). Массово цветущие Rosaceae в данное время практически не посещаются фуражирами *B. hortorum*, в отличие от остальных лесных видов шмелей.

В летнее время, после зацветания основных кормовых растений данного вида, предпочтения фуражиров зависят от интенсивности цветения растений и их плотности. Наиболее часто рабочих всех возрастов и фуражирующих самок можно встретить на различных

видах *Aconitum* и *Delphinium* (Ranunculaceae), а также на самых разнообразных представителях Lamiaceae, Scrophulariaceae, Fabaceae, Dipsacaceae и длинновенчиковых Asteraceae. Такие виды альпийских растений, как *Pedicularis caucasica*, *P. sibthorpii*, *P. atripurpurea* (Scrophulariaceae) посещаются исключительно этими шмелями. Данный вид опыляет также наибольшее количество видов клевера, как лесного, так и более высоких поясов растительности: *Trifolium repens*, *T. pratense*, *T. polyphyllum*, *T. montanum*, *T. medium*, *T. causicum*. *Trifolium canescens* посещается только фуражирами данного вида. Из сложноцветных шмели предпочитают наиболее длинновенчиковых представителей, к которым можно отнести различные виды *Centaurea*, например: *C. alutacea*, *C. ciscaucasica*, *C. solstitialis*, *C. circassica*, *C. dealbata* и *Cirsium*, например: *C. kuznetzovianum*, *C. longiflorum*, *C. czerkessicum*. Как и все горные виды шмелей, фуражиры данного вида, особенно младших возрастов и самцы, активно посещают всех представителей ворсянковых: различные виды *Cephalaria*, *Dipsacus*, *Knautia*, *Scabiosa*; и все виды *Symphytum* (Boraginaceae). На черноморском побережье особое внимание фуражиров привлекают, в отличие от остальных видов шмелей, длинновенчиковые: *Psoralea bituminosa* (Fabaceae) и *Melampyrum arvense* (Scrophulariaceae).

В конце лета и осенью большинство альпийских фуражиров поднимаются вслед за цветущей растительностью и сосредотачиваются на *Onobrychis petraea* (Fabaceae) и других бобовых, а также ворсянковых. Лесные шмели переходят на *Cicerbita*, *Carduus acanthoides* (Asteraceae) и продолжающие цветение *Coronilla*, *Trifolium*, *Lathyrus* (Fabaceae).

Самцы *Bombus hortorum* предпочитают, как правило, растения с более коротким венчиком, чем самки и рабочие шмели: в лесной зоне это *Inula helenium*, *Telekia speciosa* и *Senecio rhombifolius* (Asteraceae), на которых они остаются ночевать. В то же время, самцы не проявляют цветковую константность и кормятся на различных видах растений. В субальпике и альпике трофические особенности самцов данного вида не отмечены.

*Bombus argillaceus* посещает 74 вида растений из 22 семейств. Этот вид шмеля обитает в степной зоне края, лишь небольшими участками своего краевого ареала заходит в лесную зону, поэтому основу его питания составляют остатки степной и сорной растительности, а также энтомофильные представители агроэкосистем. Основными кормовыми растениями являются представители Fabaceae (19 видов) и Lamiaceae (9 видов), а также большое значение имеют Cucurbitaceae (7 видов), Malvaceae (6 видов) и Rosaceae с Ranunculaceae (по 5 видов). Эти растения составляют около 70 % от всех посещаемых, остальные 30 % приходятся на долю оставшихся 16 семейств. Особую роль в жизни семьи данного вида играют культурные и декоративные растения населенных пунктов, в которых наблюдается наибольшая плотность данного вида, составляющие до 45 % от всех комовых растений. Перезимовавшие самки, как и большинство шмелей данной зоны, предпочитают кормиться на *Lamium maculatum*, *Glechoma hederacea* и *Ajuga reptans* (Lamiaceae). Позже часть шмелей начинает посещать зацветающие *Geum urbanum* (Rosaceae), *Aesculus hippocastanum* (Hippocastanaceae), *Castanea sativa* (Fagaceae), *Grossularia reclinata* и различные виды *Ribes* (Grossulariaceae). После зацветания *Robinia pseudo-acacia* (Fabaceae) практически все фуражиры переходят на нее. Особым вниманием данного вида, что связано с большой длиной хоботка, пользуются представители Ranunculaceae: *Aquilegia olympica*, *Clematis vitalba*, и все три вида *Consolida*.

В течение лета большое значение для шмеля имеют растения: *Leonurus quinquelobatus*, *Chaiturus marrubiastrum* (Lamiaceae), *Coronilla varia*, *Glycyrrhiza echinata*, *Lathyrus pratensis*, различные виды *Trifolium* и *Vicia* (Fabaceae), а также *Alcea*, *Althaea*, *Hibiscus syriacus* (Malvaceae) и *Dipsacus laciniatus* (Dipsacaceae), а из культурных – все представители Cucurbitaceae: *Citrullus vulgaris*, *Cucumis sativus*, все виды *Cucurbita*, *Luffa cylindrica* и *Melo sativus*. К концу лета основная масса шмелей скапливается в населенных пунктах, где докармливается на продолжающих цветение тыквенных и деко-

ративных растениях: *Cosmos bipennatus*, *Zinnia elegans* (Asteraceae), *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae).

*Bombus ruderatus* отмечен на 27 видах растений из 27 семейств. Список его кормовых растений включает виды, произрастающие на вторично остепненных участках прибрежной полосы южного берега Таганрогского залива. Основную массу среди них составляют Fabaceae (11 видов), а также Asteraceae и Malvaceae (по 3 вида), которые включают более 60 % всех кормовых растений. *Bombus ruderatus* относится к длиннохоботным видам, поэтому подобный выбор кормовых растений не случаен – у большинства из них длина венчика превышает 10 мм, что делает нектар недоступным для медоносной и большинства видов одиночных диких пчел, обитающих совместно со шмелями. Основную массу пыльцы (судя по обножке фуражиров) шмели берут с 3 видов *Alcea* (Malvaceae) и *Trifolium repens* (Fabaceae). В ранние утренние часы (с 6:22 до 7:10) основная масса мелких рабочих особей первого поколения брала пыльцу с *Cichorium intybus* (Asteraceae). Был отмечен единственный рабочий шмель первого поколения, который упорно посещал исключительно *Tanacetum vulgare* (Asteraceae), несмотря на явные неудобства цветков данного растения из-за короткой глубины венчика. Список основных нектароносных растений для данного вида несколько шире. Он включает такие виды как: *Salvia sp.* (Lamiaceae), *Coronilla varia* и *Medicago falcata* (Fabaceae), *Consolida orientalis* (Ranunculaceae) и *Echium vulgare* (Boraginaceae). Особой привлекательностью для фуражиров всех возрастов обладают сокирки восточные. Рабочие особи первого поколения берут нектар, как правило, из цветков с не самым глубоким венчиком – *Melilotus officinalis*, *Vicia cracca* (Fabaceae) и *Eryngium campestre* (Apiaceae). В конце лета в связи с высыханием основной массы энтомофильных растений особой значение в качестве источника как нектара, так и пыльцы приобретают два вида кермека – *Limonium caspium* и *L. latifolium* (Plumbaginaceae).

*Bombus lapidarius* отмечался на 162 видах растений из 34 семейств. Это широко распространенный лесной вид, который в

Краснодарском крае адаптировался также к существованию в безлесных районах, заполняя, преимущественно, населенные пункты, лесополосы, пойменные леса вдоль русла Кубани и Протоки, полосы отчуждения вдоль железных дорог. Основу его питания составляют лесные растения, а также различные сорняки и культурные растения с неглубоким венчиком, поскольку шмель относится к короткохоботным видам (длина хоботка самок не превышает 1112 мм, рабочих особей – 79 мм). Основу кормовых растений составляют представители Asteraceae (28 видов), Rosaceae (26 видов), Fabaceae (14 видов), Lamiaceae (11 видов), а также Liliaceae, Apiaceae и Cucurbitaceae (по 7 видов). Представители выделенных семи семейств составляют более 60 % всех кормовых растений. Появляющиеся после перезимовки самки активно берут пыльцу и нектар с дикорастущих и культурных представителей всех видов *Fragaria*, *Prunus*, *Malus*, *Rubus* и *Geum* (Rosaceae), кроме них, активно идет сбор пыльцы со всех цветущих видов *Salix* (Salicaceae). Позже самки и рабочие шмели первого поколения хорошо идут на *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae), *Robinia pseudo-acacia* (Fabaceae) и *Gleditsia triacanthos* (Caesalpinaceae).

Летом особое внимание фуражиров привлекают различные представители зонтичных, бурачниковых и бобовых: *Heracleum*, *Astrantia* (Apiaceae), *Echium vulgare*, различные виды *Symphytum* (Boraginaceae), которые как правило оперируются, *Coronilla varia*, *Psoralea bituminosa*, *Trifolium repens*, *T. pratense*, *T. medium* (Fabaceae). Из представителей Lamiaceae особым вниманием фуражиров пользуются коротковенчиковые растения, такие как: *Chaiturus marubiastrum*, *Prunella vulgaris* и различные виды *Thymus*, цветки *Betonica grandiflora* рабочими особями оперируются.

Мелкие рабочие особи данного вида, в отличие от других видов) наиболее активно берут пыльцу с культурных пасленовых, особенно с цветущего картофеля *Solanum tuberosum* (Solanaceae).

Во второй половине лета и начале осени основная масса фуражиров сосредотачивается на долгоцветущих Asteraceae: *Carduus acanthoides*, различных видах *Centaurea*, *Cirsium kuznetzovianum*,

*Onopordum acanthium*. Самцы предпочитают наиболее коротковенчиковые *Inula helenium* и *Telekia speciosa*. В населенных пунктах основная масса фуражиров и самцов сосредотачиваются на клумбах с *Zinnia elegans*.

*Bombus sichelii* был отмечен только на *Onobrychis petraea* (Fabaceae). Наверняка список кормовых растений гораздо шире, но, в силу крайней малочисленности данного вида шмеля, определен пока не полностью. Посещение эспарцета скального наблюдалось в конце августа и сентябре, когда на этом растении концентрируются фуражиры практически всех видов шмелей. Спектр более ранних кормовых растений отследить не удалось. Поскольку длина хоботка шмелей не превышает 1112 мм, то его предпочитаемые кормовые растения должны иметь неглубокий венчик и с большой долей вероятности относятся к семействам: Apiaceae, Asteraceae, Dipsacaceae.

*B. pratorum* посещает более 120 видов растений из 18 семейств. Это широко распространенный в Краснодарском крае лесной вид, который заходит в субальпику практически на всей территории ареала, поэтому его трофические связи составляют растения леса и субальпийских лугов с длиной венчика до 1516 мм, поскольку длина хоботка шмелей достигает 14 мм. Основное значение имеют разнообразные представители Asteraceae (25 видов), Lamiaceae (19 видов), Rosaceae (13 видов), Scrophulariaceae (12 видов) и Dipsacaceae (7 видов), которые составляют более 63 % всех посещаемых растений.

Из астровых наибольшее значение имеют различные виды *Centaurea*, *Cirsium* и, в конце лета, *Cicerbita bourgaei* и *C. macrophylla*. Во все время цветения активно посещается *Carduus acanthoides*. Для самцов наибольшее значение, как и для многих других лесных видов шмелей, имеют *Inula helenium* и *Telekia speciosa*.

Практически все представители норичниковых и бурачниковых играют важнейшую роль: весной перезимовавшие самки берут нектар с цветков *Lathraea squamaria* (Scrophulariaceae), а также *Lycopsis orientalis* и *Nonea lutea* (Boraginaceae), все лето актив-

но посещаются *Scrophularia nodosa*, мытники (*Pedicularis caucasica*, *P. sibthorpii*, *P. atripurpurea*) и все виды *Rhinantus* (Scrophulariaceae) и *Symphytum* (Boraginaceae). В лесах черноморского побережья особое значение имеет марьянник *Melampyrum arvense* (Scrophulariaceae).

Из активно посещаемых Lamiaceae особое значение имеют цветущие на опушках, просеках и лесных полянах *Origanum vulgare*, *Lamium album*, *Prunella vulgaris*, все виды *Salvia*, *Stachis* и *Thymus*. В конце июля, во время цветения *Rubus buschii* (Rosaceae) практически все фуражиры в местах произрастания этой малины переходят на нее.

Из других растений большое значение имеют все виды *Cephalaria* и *Knautia* (Dipsacaceae), *Chamaenerium caucasicum* (Onagraceae), под пологом леса фуражирами очень активно посещаются *Impatiens noli-tangere* (Balsaminaceae) и все виды астранций (*Astrantia maxima*, *A. biebersteinii*, *A. pontica*) и *Heracleum* (Apiaceae).

***Bombus haematurus*** посещает 108 видов растений из 20 семейств. Основу питания данного лесного вида, который, по пойменным лесам реки Кубань, проникает и в степную часть края, составляют растения из семейств: Asteraceae (22 вида), Lamiaceae (19 видов), Rosaceae (11 видов), Scrophulariaceae (11 видов) и Fabaceae (7 видов), которые включают более 67 % всех посещаемых растений. По большей части длина венчика кормовых растений не превышает 1516 мм, что коррелирует с длиной хоботка шмеля (у самок длина хоботка достигает 1314 мм в длину, у рабочих особей 611 мм).

Из Asteraceae наибольшее предпочтение отдается: в весеннее время – *Petasites albus* и *P. hybridus*, во второй половине лета – *Carduus acanthoides*, *Centaurea alutacea*, *Cirsium kuznetzovianum*, самцы предпочитают *Inula helenium* и *Telekia speciosa*.

Из Lamiaceae наибольшим предпочтением фуражиров пользуются: в лесной зоне – *Betonica grandiflora*, все виды *Lamium*, *Salvia*,

*Stachis*, *Origanum vulgare* и *Prunella vulgaris*; в степной зоне – *Chaiturus marrubiastrum* и *Marrubium praecox*.

Из других семейств особенно привлекательными являются *Anthyllis boissieri*, *Coronilla varia*, *Trifolium pratense* (Fabaceae), *Fragaria vesca*, *F. viridis*, *Rubus buschii* (Rosaceae), *Astrantia maxima*, *Heracleum sibiricum*, *H. mantegazzianum* (Apiaceae). В верхнем лесном поясе и субальпике максимальное число фуражиров, кроме Apiaceae, отмечалось на представителях Boraginaceae: *Lycopsis orientalis*, *Nonea lutea*, и всех видах *Symphytum*, а также *Chamaenerium caucasicum* (Onagraceae), *Impatiens noli-tangere* (Balsaminaceae), *Knautia montana* и *K. involucrata* (Dipsacaceae). В степной части края наибольшее количество посещений зафиксировано для Malvaceae, и в частности для *Alcea rugosa*.

Для фуражиров этого вида характерно также обильное посещение практически всех цветущих можжевельников (*Juniperus excelsa*, *J. foetidissima*, *J. oxycedrus*, *J. virginiana* (Cupressaceae), с которых берется пыльца.

***Bombus armeniacus*** достоверно отмечен (два самца) на *Carduus acanthoides* (Asteraceae). Полный список кормовых растений в силу редкости данного вида шмеля определить не удалось. По литературным данным (Красная книга СССР), кроме астровых, фуражиры этого степного вида посещают Apiaceae, Dipsacaceae и Fabaceae.

***B. pomorum*** достоверно посещает 4 вида растений из 2 семейств. Фуражиры посещают эспарцет скальный *Onobrychis petraea* и два вида клевера *Trifolium polyphyllum* и *T. montanum* (Fabaceae), а также *Scabiosa caucasica* (Dipsacaceae). Список выявленных кормовых растений наверняка очень неполный, что связано с редкостью шмеля. Можно допустить, что трофические связи данного вида охватывают более широкий спектр бобовых и ворсянковых растений альпийской зоны.

***Bombus brodmannikus*** посещает 4 вида растений из 2 семейств. Это альпийский вид, который предпочитает растения с глубиной венчика более 10 мм, что коррелирует с длиной хоботка самок. Трофические связи вида изучены недостаточно в связи с труднодо-

ступностью мест обитания вида. Самки и рабочие особи отмечались на стандартных для альпийских шмелей *Cephalaria* sp. и *Scabiosa caucasica* (Dipsacaceae), а также на *Trifolium* sp. (Fabaceae).

*B. hypnorum* достоверно посещает 7 видов растений из 3 семейств. Были отмечены одна самка и несколько рабочих особей на *Scutellaria galericulata* (Lamiaceae), *Coronilla varia*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca* и *V. sepium* (Fabaceae), а также на *Dipsacus pilosus* и *D. strigosus* (Dipsacaceae). Список кормовых растений для этого вида изучен не полностью и наверняка включает большее количество видов с глубиной венчика до 15 мм из Lamiaceae, Fabaceae, Rosaceae, Asteraceae, Apiaceae. Подобные выводы можно сделать, изучая трофические связи близких видов – *B. haematurus* и *B. pratorum*.

Для *B. keriensis* отмечен только один самец, посещающий *Cephalaria gigantea* (Dipsacaceae). Поскольку данный вид относится к короткохоботным шмелям (длина хоботка самок составляет 1112 мм), то естественно предположить, что основную массу кормовых растений составляют представители Apiaceae, Asteraceae, Dipsacaceae.

*B. eriophorus* посещает 28 видов растений из 8 семейств. Основу составляют представители Asteraceae (8 видов), Dipsacaceae (6 видов) и Apiaceae (5 видов). В основном это растения с неглубоким венчиком, поскольку шмель относится к короткохоботным видам (у самок длина хоботка достигает 1112 мм в длину, у рабочих особей 6-8 мм). Среди астровых особой популярностью пользуются: *Petasites albus*, *P. hybridus*, *Telekia speciosa*, *Inula helenium*, *Cirsium kuznetzovianum*, *C. czerkessicum*, *C. longiflorum*. Самки, рабочие особи всех поколений и самцы очень охотно посещают представителей Dipsacaceae альпийской и субальпийской зоны: *Cephalaria gigantea*, *C. brevipalea*, *Knautia montana*, *K. involucrata*, *Scabiosa imeretica*, *S. caucasica*. Из зонтичных особенной популярностью пользуются: *Astrantia maxima*, *A. biebersteinii*, *A. pontica*, *Heracleum sibiricum*, *H. mantegazzianum*.

Из остальных растений наиболее охотно и регулярно посещаются *Betonica grandiflora*, *Thymus caucasicus*, *Th. marschallianus* (Lamiaceae). Список кормовых растений наверняка может быть дополнен другими представителями коротковенчиковых растений, которые используются шмелями в течение всего срока развития семьи.

*Bombus handlirschianus* отмечен на 27 видах растений из 7 семейств. Основу питания составляют представители Asteraceae (10 видов), Dipsacaceae (6 видов) и Lamiaceae (4 вида), составляющие более 70 % всех посещаемых растений. Сюда относятся представители альпийской флоры Кавказа с длиной венчика до 1718 мм, поскольку шмель относится к видам со средней длиной хоботка (до 17 мм у самок). Наиболее предпочитаемыми растениями из Asteraceae являются: *Centaurea alutacea*, *C. dealbata*, *Cirsium kuznetzovianum*, *C. longiflorum*, *C. czerkessicum*, *Senecio rhombifolius*. Особенно интересна привязанность фуражиров к *S. rhombifolius*, поскольку шмели других видов его посещают очень слабо.

Из Dipsacaceae можно отметить те же виды растений, которые посещаемы и фуражирами остальных альпийских видов: *Cephalaria gigantea*, *C. brevipalea*, *Knautia montana*, *K. involucrata*, *Scabiosa imeretica*, *S. caucasica*. Из Lamiaceae наиболее привлекательны: *Betonica grandiflora*, *Calamintha officinalis*, *C. grandiflora* и *Nepeta cataria*. Также регулярно посещаются *Onobrychis petraea* (Fabaceae), *Chamaenerium caucasicum* (Onagraceae).

*B. subterraneus* посещает 171 вид растений из 25 семейств. Поскольку данный вид встречается только на полянах верхнего лесного пояса и в субальпийских лугах, то и список его кормовых растений включает лесные (по большей части), субальпийские и альпийские виды. Основные семейства: Lamiaceae (18 видов), Asteraceae (18 видов), Fabaceae (12 видов), Scrophulariaceae (10 видов), Ranunculaceae (7 видов), Dipsacaceae (9 видов), Rosaceae (7 видов), Boraginaceae (5 видов), Liliaceae и Campanulaceae (по 7 видов), Primulaceae (5 видов), что по совокупности составляет более 70 % видов посещаемых растений. Данный вид шмеля относится к одним из

самых длиннохоботных (длина хоботка самок достигает 21 мм), поэтому практически все виды кормовых растений имеют длинный или очень длинный венчик; некоторые из них преимущественно опыляются именно фуражирами данного вида шмеля.

В весеннее время вылетающие с зимовки самки-основательницы берут пыльцу и нектар с различных видов *Primula* (Primulaceae) и *Corydalis* (Fumariaceae), а также с *Petasytes* (Asteraceae). Основным источником пыльцы являются практически все местные виды *Salix* (Salicaceae).

В летнее время, после зацветания основных кормовых растений данного вида, предпочтения фуражиров зависят от интенсивности цветения растений и их плотности. Наиболее часто рабочих-фуражиров всех возрастов и фуражирующих самок можно встретить на различных видах *Aconitum* и *Delphinium* (Ranunculaceae), а также на самых различных представителях Lamiaceae, Scrophulariaceae, Fabaceae, Dipsacaceae и длинновенчиковых Asteraceae. Такие виды альпийских растений, как *Pedicularis caucasica*, *P. sibthorpii*, *P. atripurpurea* (Scrophulariaceae) посещаются почти исключительно этими шмелями. Данный вид опыляет также наибольшее количество видов клевера, как лесного, так и более высоких поясов растительности: *Trifolium repens*, *T. pratense*, *T. polyphyllum*, *T. montanum*, *T. medium*, *T. caasicum*, *T. canescens*. Из сложноцветных шмели предпочитают наиболее длинновенчиковых представителей, к которым можно отнести различные виды *Centaurea*, например: *C. alutacea*, *C. ciscaucasica*, *C. solstitialis*, *C. circassica*, *C. dealbata* и *Cirsium*, например: *C. kuznetzovianum*, *C. longiflorum*, *C. czerkessicum*. Как и все горные виды шмелей, фуражиры данного вида, особенно младших возрастов и самцы, активно посещают всех представителей ворсянковых: различные вида *Cephalaria*, *Dipsacus*, *Knautia*, *Scabiosa*; и все виды *Symphytum* (Boraginaceae). В конце лета и осенью большинство альпийских фуражиров поднимаются вслед за цветущей растительностью и сосредотачиваются на *Onobrychis petraea* (Fabaceae) и других бобовых, а также ворсянковых. Лесные шмели переходят на *Cicerbita*, *Carduus acanthoides* (Aster-

aceae) и продолжающие цветение *Coronilla*, *Trifolium*, *Lathyrus* (Fabaceae).

Самцы *Bombus subterraneus* появляются достаточно рано, в начале июля, и предпочитают, как правило, растения с более коротким венчиком, чем самки и рабочие шмели: в лесной зоне это *Inula helenium*, *Telekia speciosa* и *S. rhombifolius* (Asteraceae), в которых они остаются ночевать.

*Bombus pascuorum* является одним из наиболее распространенных на территории исследований, часто встречающимся видом, и поэтому его трофические связи изучены наиболее полно. К настоящему времени достоверно изучено посещение шмелями 324 видов растений из 47 семейств. Поскольку шмели этого вида встречаются от степной зоны до высокогорий, присутствуя практически во всех природных биогеоценозах и активно заселяя большинство агроэкосистем, то спектр кормовых растений необычайно широк. Также одним из условий экологической пластичности и эвритрофности вида является длина хоботка (до 1415 мм у самок и 912 мм у рабочих особей), которая является универсальной и позволяет использовать растения с цветками практически с любой глубиной венчика. Наиболее привлекательными для фуражиров *B. pascuorum* являются представители Asteraceae (44 вида), Lamiaceae (34 вида), Rosaceae (33 вида), Fabaceae (31 вид), а также Scrophulariaceae (15 видов), Dipsacaceae (11 видов) и Liliaceae (10 видов), которые составляют около 55 % от всех посещаемых растений. По 7 видов посещаются из семейств: Boraginaceae, Ranunculaceae, Apiaceae, Malvaceae, Cucurbitaceae, Valerianaceae.

В апреле, после выхода самок из мест зимовки основными кормовыми растениями являются яснотки *Lamium maculatum* и *L. purpureum*, а также *Glechoma hederacea* (Lamiaceae). Отмечается активный лет самок на цветущие косточковые и семечковые плодовые деревья *Prunus*, *Malus*, *Pyrus*, *Cydonia*, *Armeniaca*, *Cerasus*, *Persica* (Rosaceae), особенно интенсивно посещаются *Cydonia oblonga* и *Prunus divaricata*. Пыльцу берут с *Salix viminalis* (Salicaceae), *Juniperus virginiana* (Cupressaceae), *Quercus pubescens* (Fagaceae).

Для сбора нектара шмели посещают цветки *Syringa vulgaris* (Oleaceae), *Aesculus hippocastanum* (Hippocastanaceae). Активно посещаются все ягодные культуры *Ribes nigrum*, *R. aureum*, *R. vulgare*, *Grossularia reclinata* (Grossulariaceae), *Rubus idaeus*, *R. tomentosus* (Rosaceae).

В лесном поясе из весенней флоры наибольшее значение имеют пролески *Scilla bifolia* и *S. sibirica* (Liliaceae), *Primula* (Primulaceae) и *Corydalis* (Fumariaceae), а также *Petasites* (Asteraceae). Основным источником пыльцы являются практически все местные виды *Salix* (Salicaceae). Также активно посещаются все дикие представители *Malus*, *Cerasus* и *Pyrus*. В западной части края особой популярностью у перезимовавших самок пользуется гравилат *Geum urbanum* (Rosaceae), на котором питается, наравне с пятнистой ясноткой, до 40 % всех самок. В верхнем лесном поясе огромное значение, как нектароносы, имеют *Lycopsis orientalis* и *Nonea lutea* (Borraginaceae), сбор пыльцы с этих растений не отмечался.

После отрождения рабочими шмелями всех возрастов в степной части краевого ареала начинают посещаться: *Medicago*, *Vicia*, *Lotus*, *Lathyrus*, *Coronilla*, *Melilotus* (Fabaceae) и *Sonchus*, *Carduus*, *Arctium*, *Cirsium* (Asteraceae). Очень активный сбор пыльцы наблюдается с анемофильных культурных пасленовых *Lycopersicon esculentum* и *Solanum tuberosum* (Solanaceae). Рабочие особи всех возрастов активно участвуют в опылении бахчевых культур (Cucurbitaceae). С июля главную роль в обеспечении шмелей пыльцой и нектаром играют *Alcea* и *Hybiscus* (Malvaceae), а также, в населенных пунктах большинство декоративных Asteraceae: *Tagetes*, *Zinnia*, *Cosmos*. За пределами антропогенных ландшафтов дикорастущие Asteraceae, Brassicaceae, Lamiaceae, Dipsacaceae, Plumbaginaceae, Rubiaceae, Apiaceae. В рудеральных ландшафтах за пределами населенных пунктов основное значение имеют сокирки *Consolida arvensis* и *C. orientalis* (Ranunculaceae), на долю которых приходится более 80% всех шмелепосещений. В августе-сентябре шмели частично начинают использовать *Aster*, *Dahlia* (Asteraceae) из декоративных растений и *Solanum melongena*, *Capsicum annuum* (Solanaceae).

ae) из овощных. Готовящиеся к зимовке самки докармливаются на *Hibiscus syriacus* (Malvaceae), *Sonhus sp.*, *Arctium lappa*, *Carduus sp.* (Asteraceae), *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae).

В лесном поясе наибольшее значение имеют представители Fabaceae: *Coronilla*, *Lathyrus*, *Anthyllis*, *Galega*, и все местные виды *Trifolium*; Boraginaceae: *Symphytum asperum*, *S. officinale*; Lamiaceae: *Salvia*, *Prunella*, *Lamium album*, *Stachis*, *Thymus*, *Calamintha* и Asteraceae: *Inula*, *Senecio*, *Arctium*, *Cirsium*, *Carduus*, *Telekia* и особенно *Centaurea*. Все виды васильков являются наиболее привлекательными для фуражиров *B. pascuorum* во всех частях ареала.

В субальпике наиболее аттрактивными, кроме васильков, являются все местные представители Dipsacaceae, Apiaceae и Asteraceae.

*Bombus silvarum* отмечен на 127 видах растений из 23 семейств. Основу питания этого равнинного обитателя степей и лугов составляют представители дикорастущей и сорной растительности населенных пунктов, лесополос, вторичных экосистем. Максимальная высота, на которую поднимаются представители этого вида, достигает 600 м над уровнем моря, поэтому часть кормовых растений относятся к представителям лесной флоры. Этот вид относится к шмелям со средней длиной хоботка (1315 мм у самок и 811 мм у рабочих особей), поэтому ему доступна большая часть энтомофильных растений этой зоны. Основу составляют представители Rosaceae (26 видов), Fabaceae (20 видов), Asteraceae (17 видов), Lamiaceae (14 видов) и Cucurbitaceae (7 видов), включающих более 66 % всего списка.

Для данного вида наибольшее значение имеют культурные и декоративные растения населенных пунктов, в которых наблюдается наибольшая плотность *B. silvarum*. Перезимовавшие самки, как и большинство шмелей равнинной части Краснодарского края, предпочитают кормиться на *Lamium maculatum*, *Glechoma hederacea* и *Ajuga reptans* (Lamiaceae). Позже часть шмелей начинает посещать цветущие *Geum urbanum* (Rosaceae), *Aesculus hippocastanum* (Hippocastanaceae), *Castanea sativa* (Fagaceae), *Grossularia reclinata* и

различные виды *Ribes* (Grossulariaceae). После зацветания *Robinia pseudo-acacia* (Fabaceae) многие самки переходят на нее. Особым вниманием данного вида, что связано с широким распространением этих растений как в населенных пунктах, так и особенно за их пределами, пользуются представители Ranunculaceae: *Clematis vitalba* и все три вида *Consolida*.

В течение лета большое значение для шмелей имеют следующие растения, с которых фуражиры способны получать и нектар, и пыльцу: *Leonurus quinquelobatus*, *Chaiturus marrubiastrum* (Lamiaceae), *Coronilla varia*, *Glycyrrhiza echinata*, *Lathyrus pratensis*, различные виды *Trifolium* и *Vicia* (Fabaceae), а также *Alcea*, *Althaea*, *Hibiscus syriacus* (Malvaceae) и *Dipsacus laciniatus* (Dipsacaceae), а из культурных – все представители Cucurbitaceae: *Citrullus vulgaris*, *Cucumis sativus*, все виды *Cucurbita*, *Luffa cylindrical* и *Melo sativus*. К концу лета основная масса шмелей скапливается в населенных пунктах и на окружающих их дачных участках, где докармливается на продолжающих цветение тыквенных и декоративных растениях: *Cosmos bipinnatus*, *Zinnia elegans* (Asteraceae), *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae).

***Bombus muscorum*** посещает 138 видов растений из 28 семейств. В круг трофических связей этого степного вида входят типичные представители степной флоры, а также большое количество культурных и декоративных растений, посещаемых шмелем в агроэкосистемах и населенных пунктах, с длиной венчика до 1617 мм, что соответствует длине хоботка самок и рабочих особей. Наибольшее количество посещаемых растений относится к Rosaceae (24 видов), Fabaceae (20 видов), Asteraceae (19 видов), Lamiaceae (14 видов), Malvaceae и Cucurbitaceae (по 7 видов), включающих более 65 % всего списка.

Основную массу Asteraceae, предпочитаемых фуражирами, можно разделить на сорные растения: *Arctium lappa*, *Carduus acanthoides*, *Onopordum acanthium*, *Cirsium arvense* и все виды *Sonchus*; и декоративные: *Helianthus tuberosus*, *Cosmos bipinnatus*, *Zinnia elegans*, *Dahlia pinnata* и *D. hybrida*. Рабочие особи и самцы очень

охотно посещают и могли бы играть значительную роль в опылении важнейшей технической культуры *Helianthus annuus*, однако, в силу малочисленности вида, его значение на полях подсолнечника невелико.

Из представителей Rosaceae наиболее посещаемыми являются плодово-ягодные культуры: *Prunus*, *Padus*, *Rubus*, *Cerasus*, *Fragaria*, а также *Geum urbanum*, встречающийся на пустырях и неудобьях.

Наибольшее предпочтение самки и фуражиры *B. muscorum* отдают представителям Fabaceae: *Coronilla varia*, *Glycyrrhiza echinata*, практически все виды культурной и дикорастущей люцерны – *Medicago sativa*, *M. falcate*, *M. romanica*, *Psoralea bituminosa*, *Robinia pseudo-acacia*, *Trifolium repens*, *T. pratense*, *Vicia cracca*, *Lupinus polyphyllus*, *Lathyrus pratensis*. Кроме бобовых большая активность фуражиров отмечалась практически на всех Malvaceae: *Alcea rugosa*, *A. rosea*, *A. pallida*, *Althaea hirsute*, *Hibiscus syriacus*, *Lavatera thuringiaca*, *Malva neglecta*.

Из остальных растений наиболее часто посещаются представители Dipsacaceae (*Dipsacus laciniatus*, *D. pilosus*, *D. strigosus*), Rubiaceae (*Galium aparine*) и Cucurbitaceae, особенно – *Cucumis sativus*, *Luffa cylindrical*, *Melo sativus*.

***Bombus zonatus*** посещает 52 видов растений из 16 семейств. Вид обитает на Таманском полуострове, иногда распространяясь до Большого Утриша, поэтому список кормовых растений включает в основном степные виды и обитающие на каменистых приморских склонах. Также шмель, в силу своей универсальности (длина хоботка самок 1314 мм), способен посещать большинство культурных и декоративных растений в населенных пунктах данной зоны. Основу весеннего питания составляют *Robinia pseudo-acacia* (Fabaceae), *Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa* (Rosaceae) и на приморских склонах *Corydalis marschalliana* (Fumariaceae). К началу лета список кормовых растений расширяется за счет Dipsacaceae, Lamiaceae, Fabaceae, Rhanunculaceae и поддерживается до сентября за счет Asteraceae и Plumbaginaceae. Наиболее посеща-

емыми являются виды: *Consolida sp.* (Ranunculaceae), *Salvia sp.* (Lamiaceae), *Limonium sareptana* (Plumbaginaceae), *Scabiosa sp.* (Dipsacaceae). Из культурных растений *Bombus zonatus* предпочитает все виды Cucurbitaceae.

*B. humilis* посещает 32 вида растений из 8 семейств. Основу питания составляют растения субальпийской флоры с длиной венчика 512 мм, что делает их доступными для этого вида со средней длиной хоботка 810 мм. Основу составляют представители следующих семейств: Asteraceae (11 видов), Apiaceae (5 видов), Ranunculaceae (5 видов), Dipsacaceae (4 вида), которые включают более 75 % всех растений. Однако основная масса фуражиров отмечается на представителях лишь Dipsacaceae и Apiaceae, а также активно посещает все цветущие виды *Symphytum* (Boraginaceae). При посещении *Aconitum confertiflorum* (Ranunculaceae) наблюдалось воровство нектара. Шмели, присаживаясь на цветок снаружи, прогрызают основание верхнего лепестка у шлема и добывают нектар через отверстие. Не отмечено ни одного правильного проникновения фуражера в цветок этого вида аконита.

*B. mlokosiewitzii* достоверно посещает 113 видов растений из 20 семейств. Сюда относятся энтомофильные растения верхнего горного пояса, а также субальпийских и альпийских лугов, на которых встречается данный вид. Благодаря универсальной (средней) длине хоботка (у самок 1315 мм, у рабочих шмелей 812 мм) фуражиры *B. mlokosiewitzii* посещают относительно широкий спектр растений и обладают достаточной пластичностью. Основу питания данного вида составляют представители Asteraceae (16 видов), Lamiaceae (13 видов), Rosaceae (11 видов), Scrophulariaceae (11 видов), Dipsacaceae (10 видов), Ranunculaceae и Fabaceae (по 7 видов), которые включают 66,4 % всех кормовых растений.

В весеннее время основу питания самок *B. mlokosiewitzii* составляют различные виды *Salix* (Salicaceae), *Primula* (Primulaceae), *Petasites* (Asteraceae), а также *Prunus*, *Malus*, *Pyrus* и *Crataegus* (Rosaceae). В июне наибольшее значение приобретают различные виды Fabaceae: *Anthyllis boissieri*, *Galega orientalis*, *Trifolium*

*pratense*, *T. medium*, *T. montanum*, *T. polyphyllum*, а также Asteraceae с растянутым периодом цветения: *Telekia speciosa*, *Senecio rhombifolius*, *S. platyphylloides*, *Inula helenium*, *I. germanica*, *Cirsium kuznetzovianum*, *C. longiflorum*, *C. czerkessicum*. Очень охотно посещаются *Heracleum sibiricum* и *H. montegazzianum* (Apiaceae), *Symphytum asperum* (Boraginaceae) является наиболее посещаемым растением в летние месяцы.

В конце лета молодые самки, самцы и последние рабочие докармливаются на *Carduus acanthoides*, *Inula helenium*, основными кормовыми растениями в этот период являются два вида цицербиты: *Cicerbita bourgaei* и *C. macrophylla* (Asteraceae).

## ГЛАВА 8. ОСОБЕННОСТИ ТРОФИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ ШМЕЛЕЙ

Взаимосвязь энтомофильных растений и пчел, к которым относятся и шмели (род *Bombus*), является наиболее ярким вариантом мутуализма, сложившегося в результате длительной коэволюции цветковых растений и насекомых. В отличие от опылителей из других отрядов и надсемейств перепончатокрылых, пчелы интересуются не только нектаром, привлекающим подавляющее большинство остальных насекомых, но и являются активными сборщиками пыльцы, для сбора и транспортировки которой имеются специальные аппараты и приспособления. У шмелей это большое количество волосков на теле и конечностях, «корзинки» на лапках третьей пары конечностей, а также ряд анатомо-физиологических особенностей, позволяющим проявлять активность при низких температурах воздуха и приспособляться к сбору пыльцы и нектара с разных типов цветков. Также сложились определенные типы поведения шмелей, обеспечивающие оптимальную фуражировку (Радченко В. Г., Песенко Ю. А., 1994; Dreisig H., 1989; Free J. V., 1968, 1970; Hodges C. M., 1981).

Шмели относятся к полилектичным пчёлам, поэтому круг посещаемых ими кормовых растений очень широк. Хотя, в принципе, шмели способны использовать практически все цветущие растения данной климатической зоны, для каждого вида существуют особо предпочитаемые ботанические семейства растений или даже конкретные роды и виды. В этом случае наблюдается хорошо заметная корреляция длины венчика или глубины залегания нектара с длиной хоботка фуражирующих особей. Например, фуражиры *B. hortorum* предпочитают посещать цветки с глубоким венчиком, обычно из Ranunculaceae и Lamiaceae, поскольку у этого вида очень длинный хоботок до 18 мм у рабочих особей и до 24 мм у самок. У шмелей *B. lucorum* хоботки короткие (до 12 мм), что ограничивает их кормовую базу коротковенчиковыми растениями.

На рисунках 19 и 20 представлены диаграммы, характеризующие трофические особенности этих двух видов, ареалы которых на территории Краснодарского края практически совпадают. Заметно, что общий список видов растений для *Bombus lucorum* и *B. hortorum* отличается очень незначительно. Однако предпочитаемые виды растений (на которые осуществляется массовый лет фуражиров в течение всего срока цветения) сильно рознятся. *B. lucorum* предпочитают коротковенчиковые растения (Asteraceae, Apiaceae, Rosaceae, Dipsacaceae), а *B. hortorum* – длинновенчиковые (Asteraceae, Scrophulariaceae, Boraginaceae, Ranunculaceae, Lamiaceae, Fabaceae).

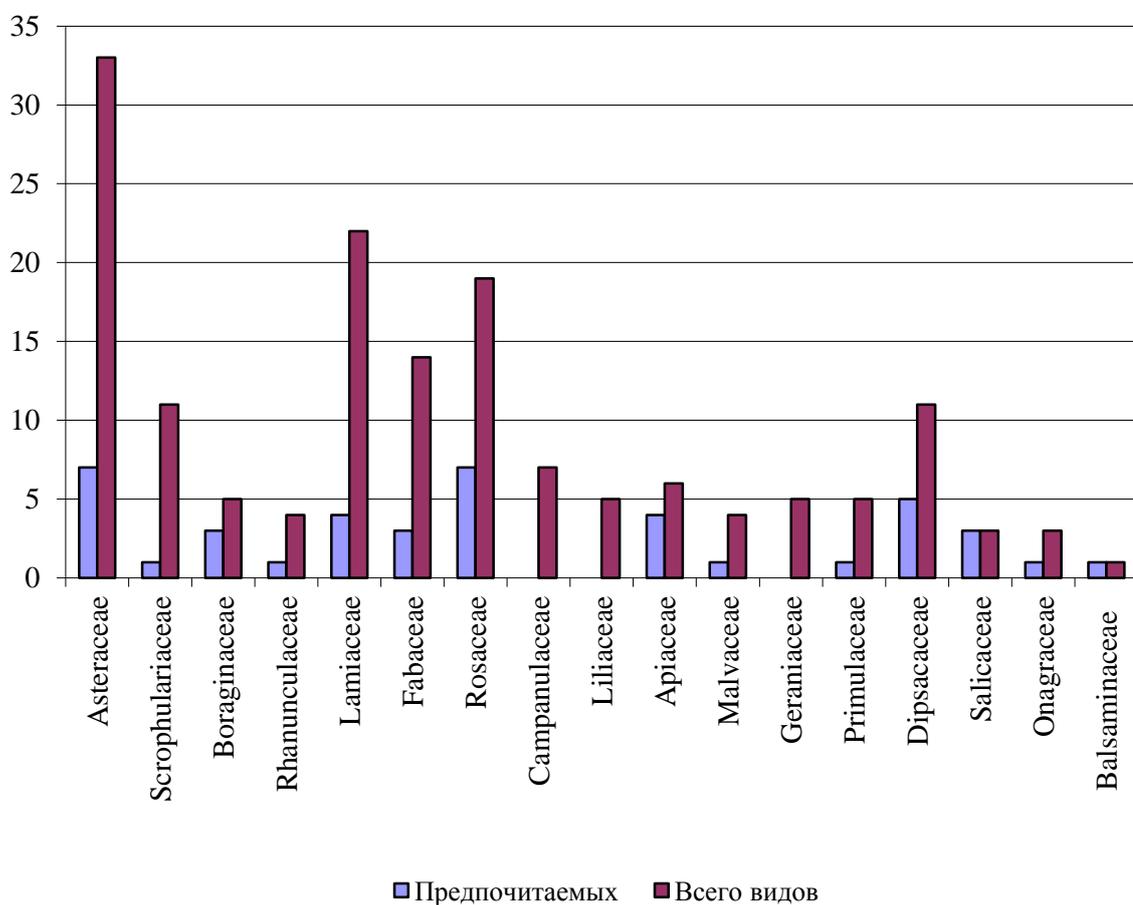


Рисунок 19 – Семейства и количество видов растений, посещаемых *B. lucorum*

Список астровых для *B. hortorum* пополняется за счет бодяков, чертополоха, васильков и других растений с длиной венчика более 12 мм, тогда как для *B. lucorum* за счет девясила, телекии и белоко-

пытников с длиной венчика менее 12 мм. Цветки растений с большей глубиной венчика фуражиры *Bombus lucorum* нередко оперируют.

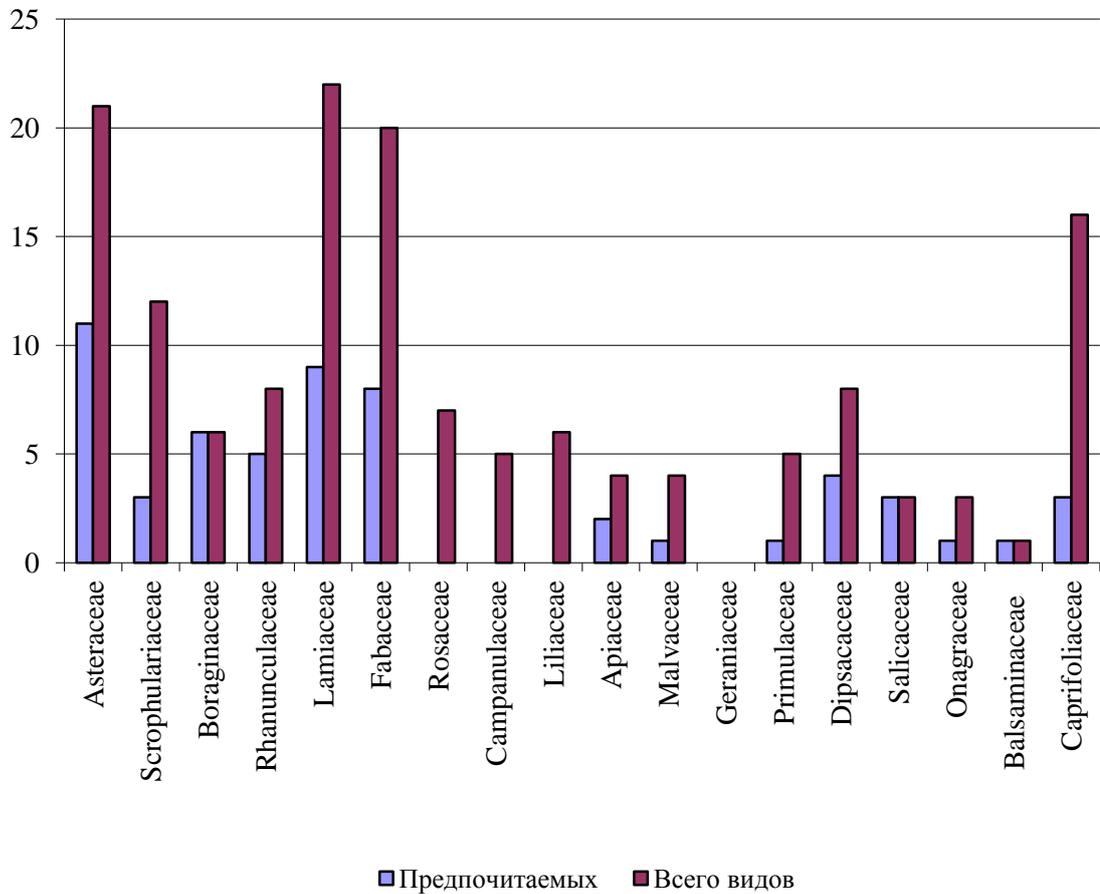


Рисунок 20 – Семейства и количество видов растений, посещаемых *B. hortorum*

Однако корреляция между длиной хоботка и глубиной венчика никогда не является очень строгой (что также подтверждается диаграммами 19 и 20), поскольку в зависимости от влажности воздуха и количества потребителей уровень нектара может существенно колебаться и в некоторые моменты становиться доступным для всех фуражиров, а иногда недоступным для самых длиннохоботных видов шмелей. Так, наблюдения, проводившиеся в заказнике «Камышанова поляна», показали, что в прохладные дни, при низкой облачности, когда температура воздуха ниже 15 °С, а относительная влажность воздуха более 90 %, практически все шмели начинают посещать три вида клевера *Trifolium* sp. (Fabaceae), хотя при

других погодных условиях его посещают постоянно лишь длиннохоботковые виды (*Bombus pascuorum*, *B. hortorum*, *B. subterraneus*).

Кроме того, корреляция может смещаться под давлением конкурентов. Например, фуражиры *B. lucorum* и *B. lapidarius* активно посещают соцветия *Rhinantus minor* (Scrophulariaceae) в отсутствие *B. pascuorum*, в местах же, где этот вид встречается, они предпочитают кормиться на соцветиях *Heracleum sibiricum* и *H. mantegazzianum* (Apiaceae). Возможно, это связано с тем, что хоботок рабочих особей *B. pascuorum* длиннее, это позволяет им забирать нектар более полно, и короткохоботные фуражиры *B. lucorum* и *B. lapidarius* не могут его достать. Те же *B. lucorum* и *B. lapidarius* совершают массовый лет на Apiaceae преимущественно в утренние часы, тогда как к полудню лет практически прекращается, и шмели переходят на другие растения, когда нектар испаряется из коротких венчиков вследствие повышения температуры воздуха, а также появляется большое количество конкурентов из других отрядов и семейств.

В некоторых случаях короткохоботные виды шмелей, например *B. lucorum*, если не могут достать нектар путем нормального проникновения в цветок, просто прогрызают венчик сбоку, в месте расположения нектарников. Как показали исследования цветков *Symphytum asperum* (Boraginaceae), это довольно обычное явление. Этими отверстиями в дальнейшем пользуются фуражиры не только *B. lucorum*, но и других, более длиннохоботковых видов, например *B. pascuorum*, *B. pratorum* и даже *B. hortorum*, а также медоносные пчелы и муравьи.

Одни и те же виды шмелей в разных местностях посещают различные виды растений, сюда входят как дикорастущие, так и культурные. Причём, иногда некоторые виды растений могут активно посещаться в одной местности и игнорироваться в другой. Это зависит от продуктивности нектара и присутствия растений, более перспективных в кормовом отношении. Трофическая специализация зависит, также, и от количества растений, и от их плотности. Например, самки трёх видов шмелей (*B. lucorum*, *B. silvarum* и

*Bombus haematurus*) в апреле под пологом леса на хребте Навагир посещают только те растения *Lamium maculatum* (Lamiaceae), которые растут куртинами и большими скоплениями, и игнорируют одиночные, независимо от их освещения.

Шмели являются общепризнанными лидерами среди насекомых-опылителей. Их численность и, соответственно, опылительное значение наиболее велики в бореальных и горных экосистемах, где они зачастую являются практически единственными опылителями энтомофильных растений. Некоторые длинновенчиковые растения просто не способны существовать при отсутствии шмелей, как например виды рода *Aconitum* (Ranunculaceae) (Løken A. 1950, 1961). Однако в случаях, когда длина хоботка не позволяет достать нектар путем нормального (правильного) проникновения в венчик цветка многие виды шмелей прогрызают венчик в районе нектарников. Даже при посещении классической «шмелиной» культуры – красного клевера доля операторов составляет почти 50 % (Купчикова Л. М., 1954). Подобное явление не способствует опылению, поскольку шмели не касаются пыльников и рыльца пестика. Это явление достаточно распространенное, играет огромную роль, как для шмелей, так и для популяций многих энтомофильных растений, поэтому требует всестороннего изучения.

Оперирование или «ограбление» цветков (отбор нектара через прогрызенные отверстия в венчике) является достаточно распространенным явлением. На Северо-Западном Кавказе оперативная деятельность не наблюдалась лишь у трех длиннохоботковых видов шмелей (*B. argillaceus*, *B. hortorum*, *B. portchinsky*) из 18 с достаточно полно изученными трофическими связями. Наиболее активными операторами являются *B. terrestris*, *B. lucorum*, *B. wurflenii*, *B. lapidarius*, *B. eriophorus*. У этих видов «грабежом» цветков занимаются не только рабочие особи, как это характерно для большинства остальных видов, но и самки и даже самцы (у *B. lapidarius*).

Наиболее подвержены оперированию растения, цветки которых имеют длинный венчик или глубоко спрятанные нектарники, как правило, это представители семейств Ranunculaceae, Lamiaceae,

Scrophulariaceae и Boraginaceae. При этом, однако, наблюдаются различия в поведении самок, которые посещают кормовые растения с различной целью. Так, например, самки *Bombus terrestris* посещают растения *Lamium maculatum* для собственного пропитания, а также для сбора пыльцы. При сборе пыльцы все самки проникают в цветок правильно, а при добывании исключительно нектара предпочитают их оперировать. При осмотре 211 цветков яснотки (май, массовое цветение) без перфораций оказались 70, 102 цветка содержали одно прогрызенное отверстие, из которых 98 располагались сбоку венчика в 56 мм от его основания и 4 – сверху на том же расстоянии; 39 цветков – два отверстия, причем у 33 из них перфорации располагались по разным сторонам венчика, у пяти – на одной стороне, но на разном расстоянии от основания, и в одном случае перфорации располагались сбоку и сверху. При наблюдениях за фуражирующими самками все случаи «грабежа» производились сбоку, видимо строение соцветия таково, что крупным шмелям неудобно оперировать растения с верхней стороны из-за близкого расположения соседнего, находящегося выше, цветка, равно как и использовать перфорации, расположенные в верхней части венчика. Сам факт наличия подобного расположения небольшого количества перфораций может свидетельствовать об индивидуальном обучении шмелей при оперировании растений, что гораздо нагляднее демонстрируется при фуражировке на *Aconitum nasutum*. Оперирование цветка яснотки занимает 2246 с, использование готовой перфорации – 24 с, правильное проникновение в цветок 47 с. Таким образом, сбор нектара через отверстия на боках венчика в целом оказывается выгоднее по времени, чем правильное проникновение, что также вписывается в стратегию оптимальной фуражировки. Всего фуражиры *B. terrestris* оперируют более 50 видов растений из 176, на которых отмечены.

В лесной зоне основным оператором является *B. lucorum*. Результаты его деятельности наглядно показали исследования цветков *Symphytum* sp. Из 700 обследованных цветков разного возраста без следов деятельности шмелей оказалось лишь 63 самых моло-

дых, часть из которых ещё даже не раскрылась, цветка, 144 имели одно прогрызенное отверстие, 360 два, 217 три, 14 четыре и 2 цветка по шесть (91 % поврежденных цветков) (рисунок 21). Этими отверстиями в дальнейшем пользуются фуражиры не только *Bombus lucorum*, но и других, более длиннохоботных видов (*B. lapidarius*, *B. pratorum*, *B. haematurus*, *B. subterraneus*, *B. pascuorum*). Подобное использование растений окопника является достаточно распространенным явлением (Горбунов П. С., 2001). Однако все цветки окопника крымского (*Symphytum tauricum*) посещались самками *B. lucorum* правильно, несмотря на одинаковую с другими видами глубину венчика. Возможно, это связано с одновременным сбором нектара и пыльцы. Из 192 видов кормовых растений *B. lucorum* оперированию подвергаются более 60.



Рисунок 21 – Оперирование цветков *Symphytum asperum* фуражирами *B. lucorum*.

В субальпике и альпике количество видов шмелей-операторов выше, поскольку в этих зонах преобладают растения с длинновенчиковыми цветками. Здесь наиболее активным оператором является *B. wurflenii*, который ни разу не был замечен правильно проникающим в венчики цветков, не относящихся к семейству Asteraceae. Наиболее наглядно оперативная деятельность этого вида шмеля проявляется при посещении аконита. На цветки *Aconitum orientale*

фуражиры *B. wurflenii* садятся сбоку, причем выбирают изначально уже перфорированный цветок, который заметно отличается от остальных более темным цветом венчика вокруг прогрызенного отверстия (рисунок 22).



Рисунок 22 – *B. wurflenii* берет нектар через прогрызенное в венчике аконита отверстие

По соцветию шмели движутся беспорядочно, в отличие от *B. portchinsky*, который во всех случаях посещает цветки аконита правильно, движется по соцветию спирально снизу вверх против часовой стрелки, и никогда не пользуется уже сделанными перфорациями. Кроме *B. wurflenii*, перфорациями на аконите пользуются *B. lucorum*, *B. humilis*, *B. eriophorus*. Из 247 цветков *Aconitum nasutum* (14 соцветий) 36 цветков содержали по одному прогрызенному отверстию, 48 – по два, 29 – по три, 9 – по четыре и 8 – по пять, таким образом, оказалось повреждено более 52 % цветков,

большая часть которых располагалась на боковых побегах, цветки на которых раскрываются позже (рисунок 23).



Рисунок 23 – *V. wurflenii* в долине р. Имеретинка прогрызают практически все цветки аконита носатого

Перфорации располагались не только на шпорце, содержащем нектарники, но и на лепестках у устья венчика, по-видимому, молодые шмели приобретают индивидуальный опыт, пробуя грызть разные части цветка в поисках нектара. При этом даже отверстия, прогрызенные на шлеме венчика, не все позволяли доставать нектар, всего функциональные отверстия составляли 64 % от общего количества перфораций, что также свидетельствует в пользу возможности индивидуального обучения молодых шмелей. В отличие от *Betonica grandiflora* (Lamiaceae), прооперированные шмелями цветки в большинстве своем способны формировать семена, это возможно благодаря параллельному опылению их фуражирами *Bombus portchinsky*.

Несколько иной принцип оперирования используют фуражиры *Bombus lucorum* и *B. eriophorus* при посещении цветков *Betonica grandiflora*. Шмели даже не делают попыток проникать в цветок правильно, сразу садятся на вершину соцветия и движутся вниз по спирали вокруг стебля против часовой стрелки, последовательно отбирая нектар из отверстий в основании венчиков (рисунок 24).



Рисунок 24 – Перфорации (показаны стрелками) на цветках *B. grandiflora*

Здесь перфорации располагаются всегда с верхней стороны венчика. Большинство цветков содержат по одной перфорации примерно в 79 мм от основания венчика, из них 2,7 % цветков имеют вторую перфорацию на расстоянии 2223 мм от основания венчика. Если первое отверстие позволяет всем шмелям нормально доставать нектар, то второе просто не имеет значения, и не было отмечено ни единого случая его использования. Общее количество перфорированных цветков составляет до 80 % в июле и до 98 % в конце августа. Было отмечено усыхание венчиков перфорированных цветков без образования семян.

Для большинства фуражиров характерна цветковая константность, причем, одновременно работая на двух видах кормовых рас-

тений (*Bombus pascuorum* на *Lamium album* и *Symphytum asperum*), произрастающих смешанно, часть шмелей (18 из 76 отмеченных) посещала только цветки яснотки, другая (остальные 58) - только окопника. Хотя, в то же время, при посещении смешанно растущих *Inula helenium* и *Telekia speciosa* (Asteraceae), шмели работали беспорядочно, не выделяя конкретно вид растений, видимо потому, что цветки этих растений очень похожи внешне. Лишь однажды был отмечен самец *B. hortorum*, который подряд посетил цветки *Aconitum nasutum* (Ranunculaceae), *Carduus acanthoides* и *Telekia speciosa*. В то же время, для самцов всех видов константность менее выражена. Все другие шмели (*B. pascuorum* и *B. mlokosiewitzii*), находящиеся в это время рядом, работали исключительно на цветках *Carduus acanthoides*.

Специализация фуражиров может меняться от времени суток и степени освещения кормовых растений. На хребте Урочище Абаго наблюдения показали, что в утренние и вечерние часы основная масса шмелей 12 видов (кроме *B. pascuorum*, специализирующегося здесь на *Centaurea* sp. (Asteraceae) и *B. hortorum*, традиционно предпочитающего Lamiaceae и Boraginaceae) ведет сбор нектара и пыльцы с обильно цветущей *Astrantia maxima* (Apiaceae). А примерно с 11:00 часов и до 18:00 дружно переходит на *Chamaenerium* sp. (Onagraceae) (рисунки2528).

При наблюдении за фуражирами *B. terrestris* и *B. pascuorum* при посещении растений *Melampyrum arvense* (Scrophulariaceae) оказалось, что шмели начинают работу на этом растении с 6:00, но исключительно на тех куртинах, которые находятся на освещаемых солнцем местах; те же растения, которые находятся в тени, начинают посещать не ранее, чем они окажутся под прямыми солнечными лучами или примерно с 9:00. В течение всего последующего дня шмели не делают никаких различий между освещенными и затененными растениями. Возможно, такое поведение связано с особенностью выделения нектара цветками марьянника, для которого требуется определенная температура цветка.

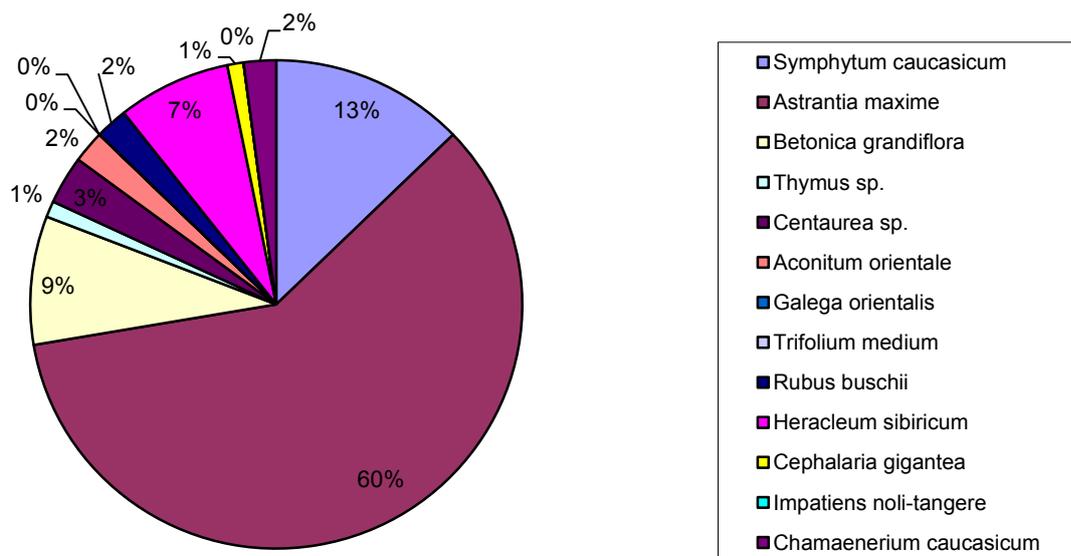


Рисунок 25 – Распределение фуражиров по кормовым растениям с 6:45 до 7:15.

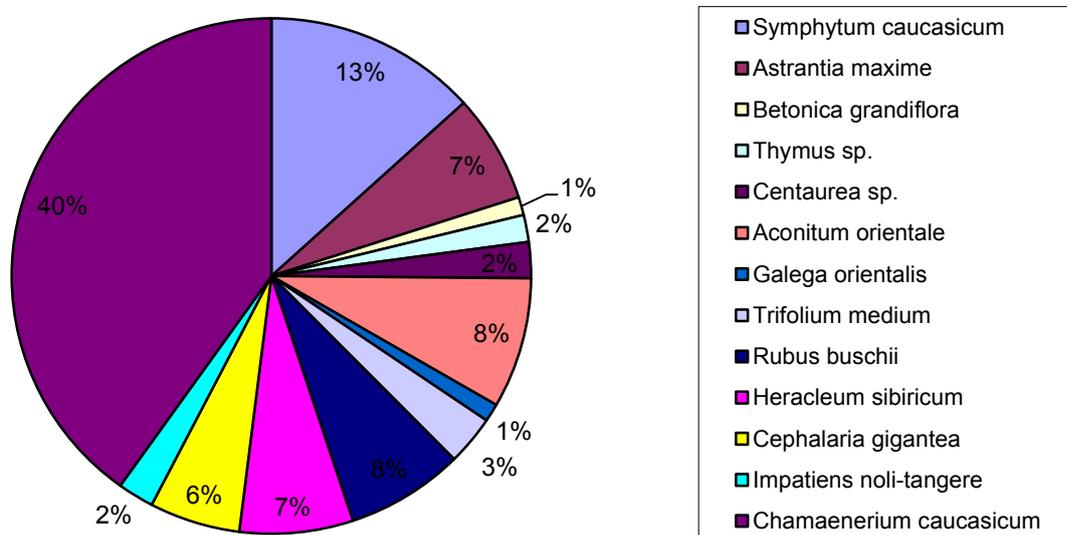


Рисунок 26 – Распределение фуражиров по кормовым растениям с 11:00 до 11:30.

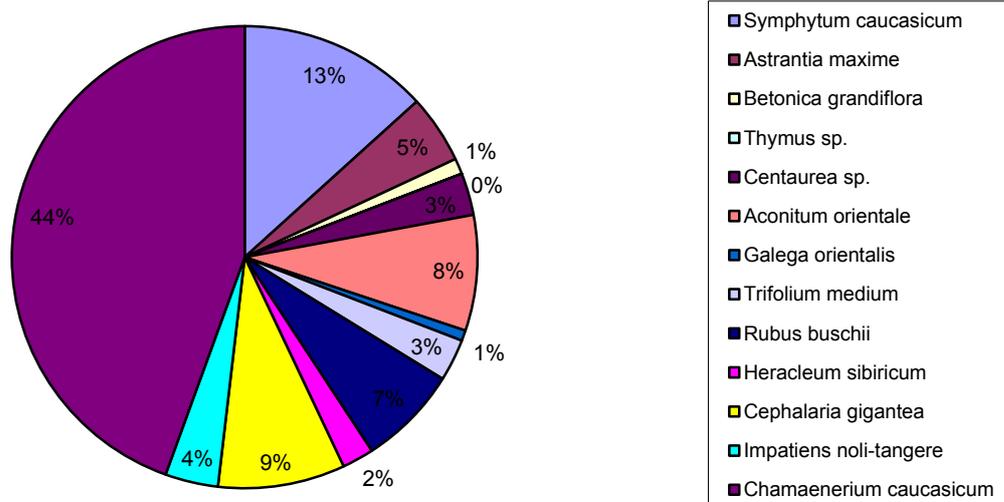


Рисунок 27 – Распределение фуражиров по кормовым растениям с 14:30 до 15:00.

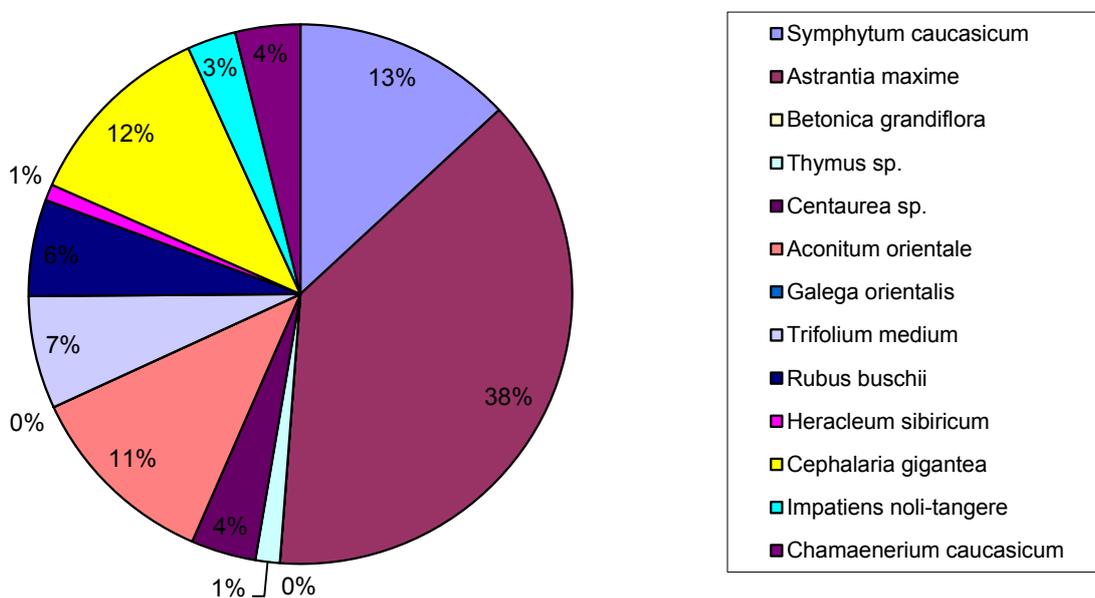


Рисунок 28 – Распределение фуражиров по кормовым растениям с 19:00 до 19:30.

Фуражиры разных видов по-разному ведут себя на одних и тех же растениях. Часто это зависит от длины хоботка, но иногда, судя по всему, является особенностями видоспецифичной стратегии фуражировки, например на каждый цветок *Lamium maculatum* самка *Bombus silvarum* затрачивает 13 (чаще 2) секунды, при этом проникает в цветок во всех случаях правильно и методично обследует все раскрывшиеся цветки соцветия. Самки *B. pascuorum* работали так же, но примерно каждый третий раз (22 из 60) покидали соцветие после первого же посещения цветка. Самки *B. terrestris* затрачивали на каждый цветок не менее 12 (максимум – 27) секунд, нектар добывали, прогрызая венчик сбоку, или использовали уже имеющиеся прогрызенные отверстия, пыльцу не собирали. На каждом соцветии посещали не более 45 цветков. Все исследованные цветки яснотки (211 из 50 соцветий) содержали (рисунок 27), в отличие от окопника, не более двух прогрызенных отверстий (70 – без перфораций, 102 – одно, 39 – два). *B. argillaceus* на каждом соцветии посещал только один цветок (очень редко два) из середины соцветия (посещение нижнего цветка не отмечено ни разу за 72 шмелепосещения), задерживаясь на нем не более 2 с, проникал всегда правильно.

При фуражировке на цветках *Impatiens* sp. (Balsaminaceae) *B. muscorum* и *B. terrestris* очень редко реагируют на попытки помешать им проникать внутрь цветка (вход в венчик перекрывался пинцетом или деревянной палочкой), при этом они пытаются отодвинуть преграду головой или передними ногами. Другие виды шмелей (*B. silvarum*, *B. pascuorum*, *B. lapidarius*) обычно мгновенно покидают соцветие.

Общим в поведении всех шмелей при фуражировке является то, что они движутся по соцветию спирально, чаще слева направо (против часовой стрелки). Снизу вверх (на колосьях *Lamium* sp., *Delphinium* sp., *Aconitum* sp., *Consolida paniculata* и др.) или от края к середине (на корзинках *Cirsium* sp., *Onopordum* sp., *Inula helenium* и др. Asteraceae). Подобное поведение

способствует переносу пыльцы со зрелых, выделяющих пыльцу (опыляющих) цветков на молодые нектароносные (опыляемые). Бывает, что на одном крупном соцветии одновременно кормятся несколько фуражиров одного или разных видов (рисунок 5), а иногда и разных семейств или отрядов; при этом не наблюдается агрессивного поведения, при непосредственном контакте обычно оба покидают растение.

Самцы шмелей всех видов чаще предпочитают растения с более коротким венчиком, чем самки и рабочие особи, несмотря на не менее длинный хоботок, возможно, это связано с экономией времени и сил. Самцы всех видов ни разу не отмечались как операторы, и даже пользование чужими отверстиями для них не характерно.

Поскольку самцы не собирают пыльцу, а лишь нектар для собственного питания, то их спектр посещаемых растений гораздо уже, чем у самок и рабочих фуражиров тех же видов, и охватывает, как правило, лишь самые обычные нектароносные растения. Кроме того, поскольку самцы обычно появляются в конце срока развития семьи, то для них исключено посещение весенних и раннелетних видов растений. Частичным исключением из этого правила могут служить лишь альпийские виды.

## ГЛАВА 9. ТРОФИЧЕСКИЙ КОНВЕЙЕР И ЕГО РОЛЬ В ЖИЗНИ ШМЕЛЕЙ

Все шмели относятся к полилектичным пчелам и, следовательно, круг привлекательных для них видов растений весьма значителен. Подтверждено посещение более 350 видов растений из 47 семейств. Адаптивная эволюция шмелей привела к формированию морфолого-анатомических особенностей и поведения, идеально приспособленных для получения нектара и пыльцы от энтомофильных растений с различным строением цветков (Радченко В. Г., Песенко Ю. А., 1994). Теоретически шмели способны посещать и опылять практически все цветущие растения того биоценоза, в котором они обитают. Практически существует некоторая пищевая специализация, основанная на корреляции длины хоботка шмеля и глубины венчика растения.

Именно полилектичность позволяет шмелям существовать в различных биогеоценозах, приспосабливаться к сезонным сменам растительности, поскольку сроки цветения ни одного из видов растений не обеспечивают шмелей кормом в течение всего срока развития семьи с марта по октябрь от вылета основательниц с зимовки, до ухода на зимовку молодых самок. Огромную роль в выживании играет цветочный конвейер, то есть последовательность цветения различных энтомофильных растений, сменяющих и дополняющих друг друга в течение развития шмелиной семьи (Мадебейкин И. И., 1996).

Краснодарский край отличается разнообразием природно-климатических зон и соответствующим им типам растительности. Шмели приспособились выживать практически во всех зонах края, в том числе в агроэкосистемах и населенных пунктах. Этому способствует их пластичность в отношении кормовых растений и способность приучаться к растениям не свойственным природным экосистемам (культурным и декоративным). Исключением является зона приазовских плавней, бедная энтомофильной растительностью, не обеспечивающей шмелей достаточным питанием для развития семьи.

Важными с точки зрения доступности нектара и особенно пыльцы являются растения, цветущие во время вылета перезимовавших самок – основательниц семей. Поскольку постройка гнезда, закладка ячеек, обеспечение белковым кормом (пыльцой) отрождающегося расплода и углеводным кормом (нектаром) себя производится лишь одной особью – самкой-основательницей, то количество и доступность пищи (цветущих растений) приобретает первостепенное значение. В связи с практически полным уничтожением естественных степных биоценозов и заменой их агроэкосистемами количество дикорастущих растений, удовлетворяющих требованиям шмелей в этот период, недостаточно. Поэтому численность шмелей в степной зоне края крайне незначительна и выживающие насекомые привязаны к небольшим площадям неудобий, пойм рек и каналов, лесополос, полос отторжения вдоль железнодорожного полотна и тому подобное (таблица 7).

Особую роль в качестве рефугиумов степных шмелей играют населенные пункты, в которых как количество видов, так и плотность кормовых растений значительно выше (за счет культурных и декоративных), по сравнению с окружающей территорией. Кроме того, большая часть растений не подвергается инсектицидным обработкам, в отличие от окружающих агроценозов.

Особенно важными для шмелей в этот период являются цветущие плодово-ягодные деревья и кустарники (*Prunus*, *Cerasus*, *Malus*, *Pyrus*, *Rubus*, *Grossularia*) приусадебных участков, на которых не производится тотальная обработка пестицидами. В это время шмели собирают пыльцу не только с энтомофильных растений, но и с анемофильных (*Juglans regia*, *Quercus sp.*, *Juniperus sp.*) (таблица 8).

Максимальной численности шмелиная семья достигает к концу июня, когда начинают закладываться будущее поколение самок и самцов. В это время основу питания шмелей в населенных пунктах составляют различные овощные культуры, особенно Cucurbitaceae и Solanaceae, и декоративные растения клумб и приусадебных участков (таблица 8). Из декоративных растений особо привлека-

тельными для практически всех видов шмелей являются представители Asteraceae: *Cosmos bipinnatus*, *Tagetes patula*, *Zinnia elegans*, *Dahlia hybrida*.

Таблица 7 Трофический конвейер дикорастущих и сорных растений степной зоны

ЦВЕТУЩИЕ РАСТЕНИЯ	Апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
	Декады																	
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Chelidonium majus</i>	*	*	*	*	*													
<i>Lamium purpureum</i>	*	*	*	*	*													
<i>Taraxacum officinalis</i>	*	*	*	*	*	*												
<i>Lamium maculatum</i>		*	*	*	*	*	*											
<i>Vicia sp.</i>		*	*	*	*	*	*	*										
<i>Geum urbanum</i>			*	*	*	*	*											
<i>Galium aparine</i>				*	*	*												
<i>Robinia pseudo-acacia</i>					*	*	*											
<i>Arctium lappa</i>						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Consolida paniculata</i>				*	*	*	*	*	*									
<i>Consolida arvensis</i>					*	*	*	*	*	*	*	*						
<i>Coronilla varia</i>					*	*	*	*	*	*	*	*						
<i>Bidens tripartite</i>						*	*	*	*									
<i>Sonchus asperum</i>							*	*	*	*	*	*	*	*	*			
<i>Conium maculatum</i>								*	*	*	*	*	*	*	*			
<i>Echium vulgare</i>								*	*	*	*	*	*	*	*			
<i>Alcea lutea</i>								*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Alcea rugosa</i>									*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Cirsium vulgare</i>									*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Chaiturus marrubiastrum</i>										*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Leonurus quinquelobatus</i>											*	*	*	*	*	*	*	*

В лесной зоне края основу весеннего питания перезимовавших самок шмелей составляют различные представители Primulaceae (*Scilla sibirica*, *Primula sp.*), цветущие белокопытники *Petasites alba* и *P. hybridus*, практически все виды цветущих ив (*Salix sp.*) (таблица 9).

К началу лета, в момент наиболее интенсивного роста шмелиных семей сюда добавляются различные представители Fabaceae, Apiaceae, Scrophulariaceae, Boraginaceae, Asteraceae, которые сосредотачиваются, главным образом на различных открытых участках (поляны, опушки, просеки), и благодаря которым кормовая база шмелей становится более стабильной и разнообразной.

Таблица 8 Трофический конвейер культурных и декоративных растений населенных пунктов.

ЦВЕТУЩИЕ РАСТЕНИЯ	Апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
	Декады																	
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Juniperus virginiana</i>	*	*																
<i>Prunus divaricata</i>	*	*																
<i>Prunus domestica</i>		*	*															
<i>Pyrus communis</i>	*	*																
<i>Juglans regia</i>	*	*	*	*														
<i>Cerasus avium</i>	*	*	*															
<i>Malus domestica</i>		*	*	*														
<i>Aesculus hippocastanum</i>			*	*	*													
<i>Gleditsia triacanthos</i>					*	*	*											
<i>Rubus</i> sp.						*	*	*										
Grossulariaceae					*	*	*	*	*									
<i>Catalpa</i> sp.						*	*	*										
<i>Trifolium</i> sp.				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Medicago sativa</i>				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Cucurbitaceae						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
Solanaceae							*	*	*	*	*	*	*	*	*			
<i>Helianthus annuus</i>								*	*	*	*	*	*	*	*	*		
<i>Tagetes patula</i>								*	*	*	*	*	*	*	*			
<i>Cosmos bipinnatus</i>							*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
<i>Zinnia elegans</i>							*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Antirrhinum majus</i>										*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Dahlia hybrida</i>												*	*	*	*	*	*	*
<i>Hibiscus syriacus</i>										*	*	*	*	*	*	*	*	*

Трофический конвейер в альпике и субальпике имеет ряд особенностей, которые оказывают положительное влияние на развитие шмелиной семьи. В первую очередь это связано с огромным разнообразием альпийской и субальпийской флоры, благодаря чему, независимо от длины хоботка, все виды шмелей находят достаточное количество доступного нектара и пыльцы. Другой особенностью является очень быстрое развитие растительности после стаивания снежного покрова, вследствие чего бескормных участков практически не остается. Третьей особенностью альпика является очень растянутый срок цветения большинства видов растений (таблица 10), что связано с постепенным стаиванием снежников по мере набора высоты.

Таблица 9 Трофический конвейер растений лесного пояса.

ЦВЕТУЩИЕ РАСТЕНИЯ	Апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
	Декады																	
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Pyrus communis</i>	*	*	*															
<i>Prunus</i> sp.	*	*	*	*														
<i>Scilla sibirica</i>	*	*	*	*														
<i>Primula</i> sp.	*	*	*	*														
<i>Petasites alba</i>		*	*	*														
<i>Salix</i> sp.		*	*	*														
<i>Lycopsis orientalis</i>		*	*	*	*	*												
<i>Allium ursinum</i>			*	*	*	*	*											
<i>Crataegus monogyna</i>			*	*	*	*												
<i>Sorbus</i> sp.					*	*	*	*										
<i>Trifolium</i> sp.					*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Heracleum</i> sp.							*	*	*	*	*	*	*	*				
<i>Melampyrum arvense</i>								*	*	*	*	*						
<i>Symphytum</i> sp.									*	*	*	*	*					
<i>Impatiens noli-tangere</i>									*	*	*	*	*	*				
<i>Dipsacus</i> sp.										*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Cirsium</i> sp.										*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Prunella vulgaris</i>											*	*	*	*				
<i>Cicerbita</i> sp.												*	*	*	*	*	*	*

Например, различные представители Primulaceae цветут практически все лето, в отличие от лесного пояса, где их цветение завершается к середине мая. К концу июня количество цветущих видов растений и их плотность достигают своего максимума, и в это же время наблюдается максимальное количество рабочих особей в шмелиных семьях, что связано с более поздним выходом самок с зимовки, отстающим примерно на месяц от степной и на 1015 дней от лесной зоны. Наиболее привлекательными являются представители Asteraceae, Dipsacaceae, Lamiaceae, Fabaceae, Scrophulariaceae.

По мере выгорания кормовых растений нижний край энтомофильной флоры поднимается вслед за нижней границей снега, и шмелям, чтобы получить привычный корм, достаточно подняться несколько выше. Таким образом, к середине августа основная масса шмелей сосредотачивается на максимальной высоте у нижней границы вечных снегов.

Таблица 10 Трофический конвейер растений субальпийских и альпийских лугов.

ЦВЕТУЩИЕ РАСТЕНИЯ	Апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
	Декады																	
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Primula sp.</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*						
<i>Anemone ranunculoides</i>			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*						
<i>Lotus caucasicus</i>					*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
<i>Pedicularis sp.</i>						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Sedum sp.</i>						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
<i>Betonica grandiflora</i>							*	*	*	*	*	*						
<i>Trifolium sp.</i>								*	*	*	*	*	*	*	*			
<i>Astrantia maxima</i>									*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Scabiosa caucasica</i>									*	*	*	*	*	*	*			
<i>Thymus caucasicus</i>										*	*	*	*	*	*			
<i>Polygala alpicola</i>										*	*	*	*	*	*			
<i>Cirsium kuznetzovianum</i>										*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Cephalaria gigantea</i>										*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Aconitum sp.</i>										*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Centaurea alutacea</i>											*	*	*	*	*			
<i>Campanula sp.</i>											*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Onobrychis petraea</i>												*	*	*	*	*	*	*

Можно сделать вывод, что в период развития шмелиной семьи фуражирами используются различные виды кормовых растений, которые последовательно сменяют и дополняют друг друга, образуя цветочный конвейер. Кроме того, именно с развитием поясной энтомофильной флоры связаны сроки развития шмелиной семьи в различных зонах.

## ГЛАВА 10. ШМЕЛИ АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ КРАСНОДАРСКОГО КРАЯ

Несмотря на резкие изменения естественной среды обитания, многие виды шмелей прекрасно адаптируются в искусственных антропогенных ландшафтах (Мельцер Н. А., Соромотин А. В., 1998; Ефремова З. А., 1986; Конусова О. Л., 1998). Кроме того, шмели реагируют на изменения их среды обитания и могут служить индикаторами антропогенной нагрузки в различных экосистемах (Аникин С.Н., 2002; Бейко В.В., Березин М.В., 1992).

В населенных пунктах любого типа встречаются виды шмелей, характерных для данной климатической зоны и ландшафта (Лопатин А. В., Пантелеева Н. Ю., 1992). В Краснодарском крае обнаружены 10 видов шмелей рода *Bombus*, постоянно встречающихся в исследованных населенных пунктах (таблица 11).

Таблица 11 Встречаемость шмелей в населенных пунктах Краснодарского края

Населенные пункты	Виды шмелей									
	<i>B. terrestris</i>	<i>B. lucorum</i>	<i>B. pascuorum</i>	<i>B. silvarum</i>	<i>B. argillaceus</i>	<i>B. muscorum</i>	<i>B. lapidarius</i>	<i>B. hortorum</i>	<i>B. pratorum</i>	<i>B. haematurus</i>
Краснодар	+		+	+	+	+	+			+
Ейск	+		+	+		+	+			
Горячий Ключ		+	+	+			+	+	+	
Геленджик		+	+	+			+			
Кропоткин	+		+	+					+	
Анапа	+		+	+						
Славянск-на-Кубани	+		+	+	+	+	+			
ст. Полтавская	+		+	+	+	+	+			+
ст. Старонижестеблиевская	+		+	+		+	+			
ст. Новониколаевская	+		+	+	+	+				
ст. Гостагаевская		+	+	+						+
п. Бетта		+	+	+			+	+		
п. Кабардинка		+	+	+	+					

Во всех населенных пунктах встречаются два широко распространенных вида: *Bombus pascuorum* и *B. silvarum*, причем оба имеют стабильно высокую численность. *B. lucorum* и *B. terrestris* очень сходны друг с другом по гнездованию, фуражировочному поведению и спектру посещаемых растений (по крайней мере общих для населенных пунктов), но их ареалы в пределах края резко разделяются: *B. terrestris* обитает на равнинной части, а *B. lucorum* в предгорно-лесной. Соответственно распределяется и их встречаемость в населенных пунктах, а вместе оба вида встречаются повсеместно в соответствующих зонах. *B. haematurus* отмечен в г. Краснодаре всего несколько раз: весной 1994 и 2003 г., в станице Полтавской был встречен только в 2004 и 2005 гг., тогда как в ст. Гостагаевской это фоновый вид. Этот мезофильный средиземноморский вид населяет предгорные и горные леса до высоты 1300 м над уровнем моря. В населенные пункты степной зоны края он проникает по долинам рек, в первую очередь Кубани и Протоки, севернее, где пойменные леса не образуют сплошных массивов, *B. haematurus* не встречается.

*B. muscorum* и *B. argillaceus* – классические степные виды, они еще в конце XX в. стабильно встречались в равнинных населенных пунктах, хотя никогда не являлись массовыми. В настоящее время численность шмеля мохового повсеместно снизилась, например он не отмечается для Краснодара с 1999 г., а для Славянска и Полтавской с 2002 г. Шмель глинистый же, напротив, продолжает расширять свой ареал на территории края. С 2006 г. вид стабильно отмечается в районе Новороссийска и Геленджика. *B. lapidarius* распространен широко, но везде его численность невелика.

Основная масса шмелей встречается в парках, скверах и районах частной застройки, где существует «цветочный конвейер» (Мельцер Н. А., Соромотин А. В., 1998), естественно формируемый за счет декоративных и культурных растений на клумбах и приусадебных участках. Также в качестве стабильной резервации шмелей в населенных пунктах можно указать кладбища. Эти места, которые имеют насыщенную кормовую базу,

обилие мест для гнездования и крайне низкий уровень антропогенного пресса, характеризуются наиболее высокой численностью шмелей и их видовым разнообразием.

Наблюдения показали, что в населенных пунктах численность шмелей выше, чем на прилегающих территориях, особенно если они представлены агроценозами. Так, в г. Краснодаре и ст. Полтавской численность *Bombus argillaceus* составляла в ходе маршрутных исследований соответственно 0,25 и 0,8 особи на километр маршрута, а за пределами населенных пунктов этот вид не встречается вообще. Численность *B. muscorum* в ст. Полтавской и ст. Новониколаевской составляла в июне 1997 г. соответственно 0,4 и 0,6 особей, за пределами – 0,2 особи. Исключением являются Горячий Ключ, Геленджик, Гостагаевская и Бетта, где численность шмелей в населенном пункте в мае-июле ниже, чем за их пределами.

Подобное распределение можно объяснить различиями кормовой базы этих мест. В связи с меньшим антропогенным прессом, в окрестностях населенных пунктов лесной и причерноморской зон края большинство естественных местообитаний шмелей пока перенесли не столь резкие изменения в сторону оскудения естественной флоры, как вокруг поселков равнинной зоны края. Поэтому условия вне данных населенных пунктов более привлекательны для насекомых в связи с меньшим уровнем шума, загазованности и достаточным кормовым обеспечением.

Вокруг населенных пунктов равнинной зоны в большинстве случаев располагаются монокультуральные агроценозы, в которых биологизация и экологизация методов защиты растений представляется делом неопределенно далекого будущего. Кроме химических средств защиты растений (Илларионов А. И., 2002) на шмелей, как на пчел, гнездящихся в почве, оказывают негативное влияние любые способы обработки почвы, приводящие, как правило, к разрушению гнезд и уничтожению его обитателей (Аникин С. Н., 2002). Даже обычное механизированное обкашивание травяной растительности на обочинах дорог различного назначения приво-

дит к разрушению гнезд напочвенно гнездящихся видов, особенно страдает от подобных воздействий *Bombus muscorum*.

Третьей, пожалуй, самой главной, причиной бедности и крайней малочисленности бомбидофауны равнинной части края является отсутствие цветочного конвейера, необходимого для обеспечения пищей шмелиной семьи в период ее длительного существования. Борьба с сорной растительностью в агроценозах и за их пределами усугубляет эту проблему. Даже посевы энтомофильных культур, например подсолнечника, не способны в полной мере удовлетворить трофические запросы шмелей. Положение могли бы улучшить подсевы кормовых энтомофильных культур, как, например, предлагаемые Чернышевым В. Б. (2001) для повышения количества энтомофагов и их подкормки, эти же меры помогали бы уменьшать химическую нагрузку на местную энтомофауну.

Вылет самок после зимовки в населенных пунктах происходит примерно на неделю-две раньше. Первые перезимовавшие самки *B. terrestris* и *B. pascuorum* в Краснодаре появляются, как правило, в третьей декаде марта (самые ранние сроки – это 9 и 11 марта соответственно). За пределами города первые вылеты этих видов отмечались не ранее 22 марта. Первые самки *B. argillaceus* отмечены в первой декаде апреля, а первые рабочие особи этого вида уже в третьей декаде апреля (24 апреля впервые), так что возможно, вылет самок происходит раньше. Рабочие особи *B. terrestris* и *B. pascuorum* отмечались не ранее 14 мая.

Кормовую базу шмелей в населенных пунктах составляют более 170 видов растений из 39 семейств, что позволяет считать их одними из основных опылителей большинства диких и культурных растений антропогенных ландшафтов. Наиболее аттрактивными являются растения из семейств: розовые, астровые, бобовые, яснотковые, мальвовые. Достаточно интересным представляется посещение шмелями не только энтомофильных растений, но и анемофильных – дуб, орех грецкий, можжевельник и ряд других. С этих растений шмели берут только обильно выделяемую пыльцу. Отмечено очень активное посещение культурных анемофильных *Sola-*

пасае. Причем в экспериментах с *Capsicum annuum* выяснено, что это серьезно повышает урожайность (рисунок 29)

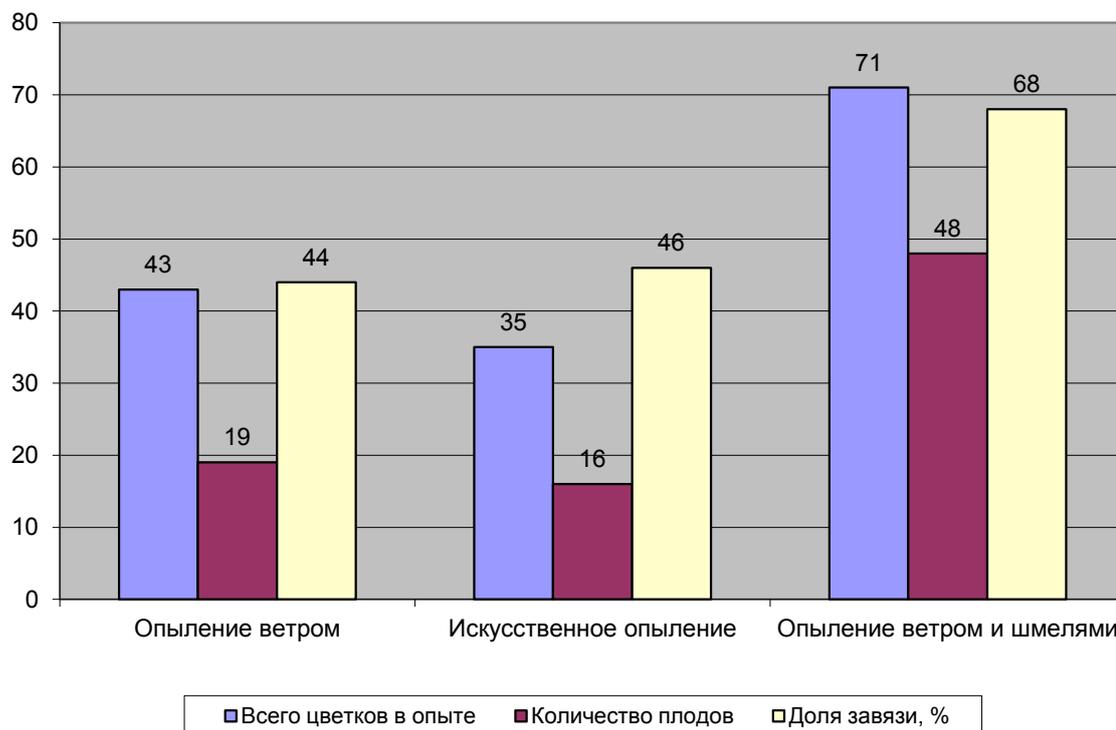


Рисунок 29 – Влияние опыления шмелями на урожайность *Capsicum annuum*

Таким образом, имеются объективные условия адаптации шмелей к антропогенным ландшафтам, в частности – лучшая кормовая база, благоприятные условия для гнездования и зимовки самок и ряд других.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна шмелей Краснодарского края представлена 38 видами, из них 29 рода *Bombus* и 9 рода *Psithyrus*. Выявлено, что во всех биотопах, кроме субальпийских и альпийских преобладают эвритопные виды, что может свидетельствовать о нарушении естественных экосистем. При этом существует тенденция высотного изменения соотношения видов с различной длиной хоботка увеличения количества длиннохоботковых шмелей от 3 % в степных биогеоценозах до 68 % в высокогорных. Тогда как доля среднехоботковых «универсальных» шмелей снижается с 64 % в поясе широколиственных лесов до 12 % в альпике, где преобладают более узкоспециализированные виды.

На исследованной территории выявлено 4 типа фенологических стратегий, позволяющих местным видам шмелей адаптироваться к различным экологическим факторам среды.

Кормовая база шмелей рода *Bombus* включает 335 видов растений, наибольшее значение имеют представители Fabaceae, Asteraceae, Lamiaceae, Boraginaceae, Rosaceae, Ranunculaceae и Scrophulariaceae. Поведение шмелей на кормовых растениях в основном зависит от доступности нектара и пыльцы, обусловленных морфолого-экологическими особенностями фуражиров и абиотическими факторами среды, влияющими на физиологию растений;

Антропогенное влияние на шмелей весьма неоднозначно и, в гораздо большей степени, оказывает негативное влияние через: изменение привычной среды обитания, уничтожение кормовых растений, механическое уничтожение шмелей и их гнезд, обеднение дикорастущей флоры, воздействие пестицидов и пр. С другой стороны, создание лучших трофических условий в населенных пунктах способствует выживанию шмелей в условиях антропогенного пресса.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аникин С. Н. Шмели рода *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) как индикаторы антропогенной нагрузки в г. Пенза / С. Н. Аникин // XII съезд Русского энтомологического общества : Тезисы докладов. СПб., 2002. С. 15.
2. Бейко В. В. В. Пчелиные (Apoidea) как индикаторы антропогенных воздействий в городских экосистемах / В. В. Бейко, М. В. Березин // Экологическое нормирование: проблемы и методы. М., 1992. С. 1617.
3. Бейко В. В. Воровство меда в шмелиных семьях и возможные методы его предотвращения / В. В. Бейко // XII съезд Русского энтомологического общества : Тезисы докладов. СПб., 2002. С. 32.
4. Белевитин Р. Ю. Редкие виды шмелей Тамбовской области / Р. Ю. Белевитин // Экология и охрана насекомых : материалы 1-й межд. науч.-практ. конф. Рыбное Рязанской обл., 1996. С. 1112.
5. Березин М. В. Анализ структурных изменений населения шмелей (*Bombus*, Apidae) Московской области за последние 40 лет / М. В. Березин, В. В. Бейко, Н. В. Березина // Зоологический журнал. 1996. Т. 75. Вып. 2. С. 212221.
6. Березин М. В. Шмелеводство в России – новые проблемы и перспективы / М. В. Березин // Экология и охрана насекомых : материалы 1-й межд. науч.-практ. конф. Рыбное Рязанской обл., 1996. С. 1213.
7. Богатырев Н. Р. Влияние антропогенной нагрузки на численность и видовой состав шмелей в парках Новосибирска / Н. Р. Богатырев // Антропогенные воздействия на сообщества насекомых. Новосибирск : Наука, 1985. С. 128134.
8. Брайен М. Общественные насекомые. Экология и поведение / М. Брайен / М. : Мир, 1986. 397 с.
9. Бурмистров А. Н. Медоносные растения и их пыльца / А. Н. Бурмистров, В. А. Никитина / М. : Росагропромиздат, 1990. 192 с.
10. Владимирский А. А. Пчелиные – опылители бобовых культур центральной лесостепи / А. А. Владимирский // Пчеловодство. Тематический научный сборник. 1994. Вып. 21. С. 4649.

11. Вовейков Г. С. Естественная смена самок в семьях шмелей (*Hymenoptera, Bombidae*) / Г. С. Вовейков // Энтомологическое обозрение. 1953. Т. 33. С. 163-198.
12. Вовейков Г. С. Разведение шмелей в целях опыления красного клевера // Г. С. Вовейков / М. Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 73 с.
13. Голиков В. И. К фауне и экологии диких (одиночных) пчел – опылителей плодовых деревьев / В. И. Голиков, В. И. Радзиковская // Фауна и экология некоторых видов позвоночных и беспозвоночных животных предкавказья. Краснодар : КубГУ, 1990. С. 18-20.
14. Голубева Г. В. Изучение энтомофауны шмелей Калужской области – проблемы и перспективы / Г. В. Голубева // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья : Тезисы докл. VII конф. 17-18 апр. 1997 г. Калужский обл. краеведческий муз. Калуга, 1998. С. 186-188.
15. Голубева Г. В. Охрана шмелей Калужской области и влияние опылителей на семенную продуктивность клевера лугового / Г. В. Голубева // Экология и охрана окружающей среды : Тезисы докл. IV Международной и VII Всероссийской науч.-практ. конф. Рязань, 1998. С. 128-129.
16. Горбунов П. С. Индивидуальная фуражировка шмелей / П. С. Горбунов // Полевые и экспериментальные биологические исследования. Омск. 2001. 5: С. 51–73.
17. Гребенников В. С. В стране насекомых / В. С. Гребенников / М. : Колос , 1979. 168 с.
18. Еремеева Н. И. Трофические связи шмелей на урбанизированной территории / Н. И. Еремеева // Материалы республиканской науч. конф. Кемерово, 2002. С. 27-30.
19. Ефремова З. А. Шмели (*Bombus, Apidae*) антропогенных ландшафтов Среднего и Нижнего Поволжья / З. А. Ефремова // Бюл. Московского о-ва испытателей природы. Отд. Биол. 1986. Т. 91. Вып. 3. С. 71-73.
20. Ефремова З. А. Современное население шмелей разных ландшафтов зон Поволжья / З. А. Ефремова // Защита растений и

охрана природы в Татарской АССР. 4-й вып. Казань: Татарское книжное изд-во, 1989. С. 8586.

21. Ефремова З. А. Материалы по истории изучения фауны и экологии шмелей / Ефремова З. А. // Экология насекомых и их охрана : Межвузовский сборник научных трудов. Ульяновск: УГПИ им. И.Н. Ульянова, 1990. С. 4456.

22. Ефремова З. А. К изучению фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae: *Bombus* и *Psithyrus*) Крыма / Ефремова З. А. // XII съезд Русского энтомологического общества : Тезисы докладов. СПб., 2002. С. 118119.

23. Замотайлов А. С. Дополнения к перечню животных, занесенных в Красную Книгу Краснодарского края. / А. С. Замотайлов, И. Б. Попов / Краснодар. Наука Кубани. 2012. № 1. С. 1416.

24. Замотайлов А. С. Экология насекомых. Краткий курс лекций / А. С. Замотайлов, И. Б. Попов, А. И. Белый / Краснодар, КубГАУ, 2012. 184 с.

25. Илларионов А. И. Контакты насекомых-опылителей с инсектицидами на растениях / А. И. Илларионов // XII съезд Русского энтомологического общества : Тезисы докладов. СПб., 2002. С. 137138.

26. Кайгородов М. С. Антэкология растений тундр полярного Урала. II. Взаимоотношения между энтомофильными растениями и шмелями / М. С. Кайгородов // Экология опыления : Межвузовский сборник научных трудов. Пермь, 1978. С. 313.

27. Карцев В. Независимость пищевой и гнездовой ориентации у шмелей рода *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) / В. Карцев, Т. Оганесов, Д. Калинин // XII съезд Русского энтомологического общества : Тезисы докладов. СПб., 2002. С. 149.

28. Кипятков В. Е. Мир общественных насекомых / В. Е. Кипятков / Л. : ЛГУ, 1989. 408 с.

29. Кирсанова О. А. Люцерна как один из важнейших медоносных ресурсов на Кубани / О. А. Кирсанова // XII съезд Русского энтомологического общества : Тезисы докладов. СПб., 2002. С. 157.

30. Конаков Н. Н. Суточный ритм активности медоносной пчелы и шмелей в трех вертикальных поясах северного отдела Кавказ-

ского заповедника / Н. Н. Конаков, К. В. Балакирева, А. М. Ермакова // Труды Воронежского гос. университета. Том 12. Зоологический отдел, вып. 1. 1941. С. 339.

31. Конусова О. Л. Пчелиные (Hymenoptera, Apoidea) в естественных и антропогенных экосистемах юго-востока Томской области / О. Л. Конусова // Биологическое разнообразие животных Сибири : Материалы науч. конф., посвященной 110-летию начала регулярных зоологических исследований и зоологического образования в Сибири. Томск, 2830 октября 1998 г. Томск, С. 141142.

32. Конусова О. Л. Структура населения шмелей Томского Приобья и тенденции ее изменения за последние 30 лет / О. Л. Конусова // Экология пойм сибирских рек и Арктики : Тр. II совещания. Томск, 2000. С. 100103.

33. Конусова О. Л. Экологическая характеристика фауны пчел (Hymenoptera, Apoidea) южной тайги Томского Приобья / О. Л. Конусова, В. В. Янюшкин // Сибирский экологический журнал. 2000. Вып. 3. С. 283286.

34. Конусова О. Л. К фауне и экологии шмелей (Hymenoptera, Apidae) Томской области / О. Л. Конусова // XII съезд Русского энтомологического общества Тезисы докладов. СПб., 2002. С. 177.

35. Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-западного Кавказа и Предкавказья / И. С. Косенко / М.: Колос, 1970. 753 с.

36. Кочетова Н. И.. Редкие беспозвоночные животные / Н. И. Кочетова, М. И. Акимушкина, В. Н. Дыхнов / – М. Агропромиздат, 1986. 208 с.

37. Купчикова Л. М. Шмели Коми АССР и их питание / Л. М. Купчикова // Тр. Коми филиала АН СССР. 1960. Т. 9. С. 82-91.

38. Купчикова Л. М. Пчелиные – опылители растений и их охрана / Л. М. Купчикова // Охрана природы в Коми АССР. Сыктывкар, 1972. С. 4346.

39. Лакотко А. А. Анализ фауны пчелиных (Hymenoptera, Apidae) Белорусского Поозерья. II. Распространение, фенология /

А. А. Лакотко // Весник Віцеб. дзяржаун. ун-та. 1997. № 1. С. 101106.

40. Лопатин А. В. Материалы к кадастру диких одиночных пчелиных Центрального Черноземья / А. В. Лопатин, Н. Ю. Пантелеева // Состояние и проблемы экосистем Усманского Бора. Вып. 2. Воронеж. Воронежский гос. ун-т, 1992. С. 6876.

41. Лыков В. А. Фауна шмелей Прикамья / В. А. Лыков // Вестник Пермского университета. 1997. № 3. С. 117121.

42. Мадебейкин И. И. Фенология цветения медоносов и посещаемость их шмелями и медоносными пчелами / И. И. Мадебейкин // Экология и охрана насекомых : Материалы 1-й межд. науч.-практ. конф. Рыбное Рязанской обл., 1996. С. 144146.

43. Мариковская Е. П. Пчелиные – опылители сельскохозяйственных культур / Е. П. Мариковская / Алма-Ата, 1982. 115 с.

44. Мельцер Н. А.. Шмели (Insecta, Hymenoptera) как индикаторы антропогенной нагрузки в городах юга Западной Сибири / Н. А. Мельцер, А. В. Соромотин // Экология. 1998. № 5. С. 414416.

45. Морева Л. Я. Трофические связи медоносных растений и пчел в условиях Северо-Западного Кавказа / Л. Я. Морева / Краснодар : КубГУ, 2005. 288 с.

46. Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 3. Перепончатокрылые. Ч. 1. Л., 1978. 626 с.

47. Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 3. Перепончатокрылые, скорпионницы. М. : Наука, 1995. 614 с.

48. Определитель насекомых Юга России. Учебное пособие. / А. В. Амолин, А. В. Антропов, Ю. Г. Арзанов, Г. А. Арзанова, К. С. Артохин, Ю. В. Астафурова, А. О. Беньковский, О. Н. Бережнова, Н. Б. Винокуров, Д. А. Гапон, С. П. Гапонов, З. М. Гунашева, Е. Н. Егоренкова, З. А. Ефремова, А. С. Замотайлов, Д. Г. Касаткин, В. В. Костюков, О. В. Кошелева, А. М. Кременица, М. Г. Кривошеина и др. // Российская академия наук, Русское энтомологическое общество. Ростов-на-Дону, 2016. (Издание исправленное и дополненное). 1058 с.

49. Осычнюк А. В. Связь пчелиных с бобовыми в степи правобережной Украины / А. В. Осычнюк // Энтомологическое обозрение. 1960. Т. 39. С. 384394.

50. Панфилов Д. В. Шмели подрода *Cullumanobombus* Vogt (Hymenoptera, Apoidea) / Д. В. Панфилов // Труды ВЭО. Т. 43, 1951. С. 115128.

51. Панфилов Д. В. К экологической характеристике шмелей в условиях Московской области / Д. В. Панфилов // Учен. зап. Московского городского пед. ин-та им. В.П. Потемкина. 1956. Т. 61. С. 467483.

52. Панфилов Д. В. Особенности состава и распространения среднеевропейской фауны шмелей (*Bombus*, Apoidea) / Д. В. Панфилов // VII Международный симпозиум по энтомофауне Ср. Европы : Тезисы докладов. Л.: Наука, 1977. С. 75.

53. Подболоцкая М. В. Анализ распространения палеарктических шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) / М. В. Подболоцкая // Связи энтомофауны Средней Европы и Сибири : Сборник научных трудов. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 142147.

54. Попов И. Б. Шмели (*Bombus*, Apidae) антропогенных ландшафтов Краснодарского края / И. Б. Попов // Актуальные вопросы защиты растений, агрохимии, агропочвоведения и фаунистики насекомых в Краснодарском крае. – Краснодар: КубГАУ, 2004. – С. 144–152. [Тр. КубГАУ. 409 (437)].

55. Попов И. Б. К фауне и экологии шмелей (Hymenoptera, Apidae) плато Лагонаки / И. Б. Попов // Современное состояние и приоритеты развития фундаментальных наук в регионах. Тр. III Всероссийской конференции молодых ученых. – Краснодар: Просвещение-Юг, 2006. – С. 28–29.

56. Попов И. Б. Особенности трофического поведения шмелей (Hymenoptera, Apidae) Краснодарского края / И. Б. Попов // Актуальные вопросы энтомологии на Кубани : Сборник науч. трудов. – Краснодар. 2007. – С. 6570.

57. Попов И. Б. Трофический конвейер и его роль в жизни шмелей (Hymenoptera, *Bombus*) в условиях Краснодарского края / И. Б. Попов // Труды Кубанского государственного аграрного университета, Вып. №5(9). – Краснодар, 2008. – С. 145-149.

58. Попов И. Б. Трофическое поведение шмелей (Hymenoptera, Apoidea) Краснодарского края / И. Б. Попов, В. И. Голиков // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. – Краснодар, 2000. – С. 162-163.

59. Попов И. Б. Трофические связи шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) Северо-Западного Кавказа. Сообщение 1 (подроды *Kallobombus* Dalla Torre и *Megabombus* Dalla Torre) / И. Б. Попов // Труды Кубанского государственного аграрного университета, Вып. №6(21): – Краснодар, 2009. – С. 71-76.

60. Попов И. Б. Трофические связи шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) Северо-Западного Кавказа. Сообщение 2 (подроды: *Bombus* Latreille, *Alpigenobombus* Skorikov, *Cullumanobombus* Vogt, *Melanobombus* Dalla Torre, *Pyrobombus* Dalla Torre) / И. Б. Попов // Труды Кубанского государственного аграрного университета. Вып. №1(22): – Краснодар, 2010. – С. 48-53.

61. Попов И. Б. 2010. Трофические связи шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) Северо-Западного Кавказа. Сообщение 3 (подроды: *Subterraneobombus* Vogt, *Thoracobombus* Dalla Torre, *Rhodobombus* Dalla Torre, *Mendacibombus* Skorikov) / И. Б. Попов // Труды Кубанского государственного аграрного университета. Вып. №3(24): – Краснодар, 2010. – С. 35-40.

62. Попов И. Б. Оперирование цветков шмелями при фуражировке (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) / И. Б. Попов // Труды Русского энтомологического общества. Том 81(2). С.148-152.

63. Попов И. Б. Фауна и экология шмелей (Hymenoptera: *Bombus*) города Краснодара / И. Б. Попов // Научное обеспечение агропромышленного комплекса : Сборник статей по материалам 71-й науч.-практ. конференции преподавателей по итогам НИР за 2015 год. Ответственный за выпуск А. Г. Кощачев. 2016. С. 96-97.

64. Попов И. Б. Экологическая характеристика шмелей (Hymenoptera, Apidae) Северо-Западного Кавказа / И. Б. Попов // Автореферат дисс. на соискан. учен. ст. к.б.н. Ростов-на-Дону, 2009. 16 с.

65. Попов И. Б. Фенологические стратегии шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) в условиях различных экосистем Северо-Западного Кавказа/ И. Б. Попов // Труды Русского энтомологического общества. 2013. Т. 84. 116122.

66. Попов И. Б. *Bombus muscorum* (Hymenoptera, Apidae) в экосистемах Северо-Западного Кавказа: распространение, экология, охрана. / И. Б. Попов // Труды Кубанского государственного аграрного университета. Вып. № 46: – Краснодар, 2014. – С. 110115.

67. Попов И. Б.. Сравнительная эколого-фаунистическая характеристика мух-сирфид (Diptera, Syrphidae) и шмелей (Hymenoptera, *Bombus*) Краснодарского края / И. Б. Попов, С. Ю. Кустов // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар, 2000. – С. 138139.

68. Попов И. Б.. К изучению опылителей витекса священного (*Vitex agnus-castus* L.) в экосистемах Северо-Западного Кавказа / И. Б. Попов, С. Б. Криворотов, Л. Н. Середа // Труды Кубанского государственного аграрного университета. Вып. № 6(45) 2013 С.129–133

69. Попов И. Б. Энтомофауна клематиса виноградолистного (*Clematis vitalba* L., Ranunculaceae) на Северо-Западном Кавказе / И. Б. Попов, С. Б. Криворотов, Г. А. Землина // Труды Кубанского государственного аграрного университета, Вып. № 63. – Краснодар, 2016. С. 8389.

70. Попов И. Б. Созологическая характеристика перепончатокрылых насекомых (Insecta, Hymenoptera) особой экономической зоны Майкопского района Республики Адыгея / И. Б. Попов, М. И. Шаповалов // Вестник Адыгейского государственного университета. Серия «Естественно-математические и технические науки». – Майкоп : Изд-во АГУ, 2014. – Вып. 3 (142). – С. 6271.

71. Радченко В. Г. Биология шмелиной семьи / В. Г. Радченко / Киев: Наукова думка, 1989. 46 с.
72. Радченко В. Г. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea) / В. Г. Радченко, Ю. А. Песенко / СПб. : Изд-во РАН, 1994. 364 с.
73. Скориков А. С. К фауне и географическому распределению шмелей (gen. *Bombus*) в Северном Кавказе / А. С. Скориков / Харьков: Русская типография и литография, 1909. 10 с.
74. Скориков А. С. Шмели Петроградской губернии / А. С. Скориков // Фауна Петроградской губернии. Петроградский агрономический институт. 1922. Т. 2. Вып. 11. 55 с.
75. Скориков А. С. Шмели Палеарктики / А. С. Скориков // Известия сев. обл. станции защиты растений. 1922. Т. 4. Вып. 1. 173 с.
76. Схиртладзе И. А. Материалы к фауне пчелиных (Apoidea) Лагодехского заповедника / И. А. Схиртладзе // Заповедники Грузии. Т. 4. Тбилиси, 1976. С. 337348.
77. Схиртладзе И. А. Определитель пчел (Hymenoptera, Apidae) Кавказского перешейка / И. А. Схиртладзе / Тбилиси : Мецниерба, 1988. 33 с.
78. Ченикалова Е. В. Дикие пчелиные Ставрополя, их эффективность и охрана в агроландшафтах / Е. В. Ченикалова / Ставрополь: Агрус, 2005. 111 с.
79. Фегри К. Основы экологии опыления. Пер. с англ. / К. Фегри, Л. ван дер Пэйл / М. «Мир», 1982. – 381 с.
80. Чернышев В. Б. Экология насекомых. Учебник / В. Б. Чернышев / – М.: Изд-во МГУ, 1996 – 304 с.: ил.
81. Alfken J. D. *bombus soroënsis* F. form *proteus* Gerst. und seine Farben-Varietaten / J. D. Alfken // Entom. Nachr. Berlin/ 1900. V. 26. S. 184190.
82. Alford D. V. A study of the hibernation of bumblebees (Hymenoptera, Bombidae) in southern England / D. V. Alford // J. Animal. Ecol. 1969. Vol. 38. N 1. P. 149170.
83. Alford D. V. The incipient stages of development of bumblebee colonies / D. V. Alford // Insect. Social. 1970. Vol. 17. N 1. P. 110.

84. Bogatyrev N. R. Honeybees, bumblebees and man: unsolved problems / N. R. Bogatyrev // XXXV<sup>th</sup> International Apicultural Congress. Program and summaries of the reports. Bucharest: Apimondia publishing house, 1997. P. 69.

85. Bolchi S. G. Sulla morfologia delle appendici genitali maschili di alcuni *Bombus* Latr. (Hymenoptera, Bombidae) / S. G. Bolchi // Boll. Zool. Agr. e. bachicolt. 1988. Vol. 20. P. 115.

86. Delbrassinne S. Contribution a l'étude de la pollinisation du Colza, *Brassica napus* L. v. *oleifera* Delite, en Belgique / S. Delbrassinne, P. Rasmont // Bull. Rech. Agron. Gembloux. 1988. - Vol. 23. - N 2. - P. 123153.

87. Delmas R. Notes zoogeographiques et systematiques sur les Bombidae. 1.4. *B. brodmannicus* Vogt des Alpes francaises / R. Delmas // Ann. Abeile. 1962. Vol. 5. N 3. P. 175179.

88. Delmas R. Systematics and geographical variation in the Bombinae / R. Delmas // P.E. Howse, J.L. Clement (eds.). Biosystematics of social insects. London: Acad. Press, 1981. P. 223229.

89. Dreisig H. Nectar distribution assessment by bumblebees foraging at vertical inflorescences / H. Dreisig // Oikos. 1989. Vol. 55. N 2. P. 239249.

90. Faester K. Systematik der Mittel- und Nordeuropaischen *Bombus* und *Psithyrus* (Hymenoptera, Apidae) / K. Faester, K. Hammer // Entomologische Meddr. 1970. Bd 38. N 4. S. 257302.

91. Free J. B. The behavior of bees visiting runner beans (*Phaseolus multiflorus*) / J. B. Free // J. Appl. Ecol. 1968. Vol. 5 N. 3. P. 631638.

92. Free J. B. The flower constancy of bumblebees/ J. B. Free // J. Anim. Ecol. 1970. Vol. 39. N 2. P. 395402.

93. Griffin R. P. Use of bumble bees, *B. terrestris*, as pollinators of kiwifruits and lucerne in New-Zealand / R. P. Griffin // N.Z. Entomol. 1989. N 12. P. 4247.

94. Hodges C. M. Optimal foraging in bumblebees: hunting by expectation / C. M. Hodges // Anim. Behav. 1981. Vol. 29. N 4. P. 11661171.

95. Ito M. Supraspecific classification of bumblebees based on the characters of male genitalia / M. Ito // Contrib. Inst. Low Temperature Science. Ser. B. (Sapporo, Japan). 1985. N 20. 143 pp.
96. Løken A. Bumble bees in Relation to *Aconitum septentrionale* in Western Norway (Eidfjord) / A. Løken / Norsk entomologisk Tidsskrift. 1950/ V. 8 P. 1–16.
97. Løken A. 1961. *Bombus consobrinus* Dahlb., an oligolectic bumble bee (Hymenoptera, Apidae) / A. Løken / XI International Congress für Entomologie. 1 P. 598–603.
98. Medler J. T. Morphometric studies on bumblebees / J. T. Medler // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1962. Vol. 55. N 2. P. 212218.
99. Milliron H. E. A monograph of the Western Hemisphere bumblebees (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). I. The genera *Bombus* and *Megabombus* subgenus *Bombias* / H. E. Milliron // Mem. Entom. Soc. Canada. 1971. Vol. 82. P. 180.
100. Milliron H. E. A monograph of the Western Hemisphere bumblebees (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). II. The genus *Megabombus* subgenus *Megabombus* / H. E. Milliron // Mem. Entom. Soc. Canada. 1973. Vol. 89. P. 81237.
101. Milliron H. E. A monograph of the western Hemisphere bumblebees (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). III. The genus *Pyrobombus* subgenus *Cullumanobombus* / H. E. Milliron // Mem. Entom. Soc. Canada. 1973. Vol. 91. P. 239333.
102. Pekkarinen A. Morphometric, colour and enzyme variation in bumble-bees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) in Fennoscandia and Denmark / A. Pekkarinen // Acta zool. Fenn. 1979. N 158. P. 160.
103. Pekkarinen A. Zoogeography of *Bombus* and *Psithyrus* in northwestern Europe (Hymenoptera, Apidae) / A. Pekkarinen, I. Teras // Ann. Zool. Fenn. 1993. Vol. 30. P. 187208.
104. Pittioni B. Eine Hummelausbeute aus dem Elburs-Gebirge (Iran). Ein Beitrag zur Kenntnis der palaarktischen Hummeln und Schmarotzerhummeln / B. Pittioni // Konovia (Vienna). 1937. Bd 16. N 2. S. 113127.

105. Plowright R. C. On the distribution of Bumblebees in Norfolk / R. C. Plowright // Trans. Norfolk Norwich nature. Soc. 1967. Vol. 21. P. 4888.
106. Plowright R. C. Nest architecture and the biosystematics of bumble bees / R. C. Plowright // Proc. 8<sup>th</sup> intern. Congr., Intern. Union. Study soc. Insects. Wageningen, 1977. P. 183185.
107. Plowright R. C. The ecology and sociobiology of Bumble bees / R. C. Plowright, T. M. Laverty // Ann. Rev. Entomol. 1984. Vol. 29. P. 175191.
108. Pyke G. H. Optimal body size in Bumblebees / G. H. Pyke // Oecologie (Berl.) 34., November, 1978. P. 255266.
109. Rasmont P. Les bourdons du genre *Bombus* Latreille sensu stricto en Europe Occidentale et Centrale (Hymenoptera, Apidae) / P. Rasmont // Spixiana. 1984. Vol. 7. N 2. S. 135160.
110. Reinig W. F. Okologische Studien an mittel- und sudosteuro-paischen Hummeln (*Bombus* Latr., 1802) (Hym., Apidae) / W. F. Reinig // Mitt. Munchen Entomol. Ges. 1970. Jahrgang 60. S. 155.
111. Reinig W. F. Faunistische und zoogeographische Studien in Kleinasien. 4. beitrage zur Kenntnis der anatolischen Hummeln (*Bombus* Latr. 1802) und Schmarotzerhummeln (*Psithyrus* Lep. 1832) / W. F. Reinig // Mitt. Munchen Entomol. Ges. 1973(1972). Jahrgang 63. S. 112113.
112. Reinig W. F. Zur Verbreitung einiger Hummelarten auf der Balkan-Halbinsel (Hym., Bombidae) / W. F. Reinig // Nachrichtenbl. Bayer. Entom. 1974. Bd 23. N 1. S. 1113.
113. Reinig W. F. Beitrag zur Kenntnis der Bergwaldhummel *Alpigenobombus wurfleini* (Radoszkowski, 1859) (Hymenoptera, Apidae, Bombinae) / W. F. Reinig, P. Rasmont // Spixiana (Munchen). 1988. Vol. 11. N 1. S. 3767.
114. Richards O. W. Observations on *Bombus agrorum* (Fabricius) (Hymenoptera, Bombidae) / O. W. Richards // Proc. Roy. Entom. Soc. London, Ser.A. 1946, Vol. 21, pt 79. P. 6671.
115. Sacagami Sh. F. A bumblebee theiving from a honeybee hive / Sh. F. Sacagami // Journ. Kansas Entom. Soc. 1958. Vol. 31. N. 4. P. 1.

116. Stary B. Bumble bees (Hymenoptera, Bombidae) associated with the expansive touch-me-not, *Impatiens glandulifera*, in wetlands biocorridors / B.Stary, B.Tcalcu // Anz. Schadlingsk., Pflanzenschutz: Umweltschutz. 1998. Bd 71 N 5. S. 8587.

117. Steinberg S. Commercial application of the earth bumble bee, *B. terrestris*, for natural pollination in protected crops in Israel / S. Steinberg // Phytoparasitice. 1998. Vol. 26. N 3. P. 272.

118. Stevanovic A. M. Grada za fauna bumbara (Bombinae, Apoidea, Hym.) Jugoslavije. Belesbke sa jedne ekskurzie po otvorenim terenima Hajle, Mokre Gore i Mokre Planine / A. M. Stevanovic, M. A. Demajo // Глас. Прир. муз. Београду. 1985. Б. 40. С. 183190.

119. Tkalcu B. Taxonomic von *Pyrobombus brodmannicus* (Vogt) (Hymenoptera: Apoidea, Bombinae) / B. Tcalcu // Acta Entom. Bohemoslovaca. 1973. Vol. 70. N 4. S. 259268.

120. Williams P. H. Bumble-bees – and their decline in Britain Ilford (Essex) / P. H. Williams // Centr. Assoc. Bee-Keepers, 1989. 15 p.

121. Williams P. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) / P. Williams // Bull. Nat. Hist. Mus. London. (Ent.) 1998. Vol. 67(1). P. 79152.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Биология шмелей	4
Глава 2. Фауна, обилие и биотопическое распределение шмелей	14
Глава 3. Эколого-морфологические особенности видов шмелей	20
Глава 4. Определительные таблицы шмелей рода <i>Bombus</i> Latr.	59
Глава 5. Фенология шмелей	70
Глава 6. Суточный ритм фуражировочной активности шмелей	77
Глава 7. Трофические связи шмелей	84
Глава 8. Особенности трофического поведения шмелей	107
Глава 9. Трофический конвейер и его роль в жизни шмелей	123
Глава 10. Шмели антропогенных ландшафтов Краснодарского края	129
Заключение	135
Использованная литература	134

Учебное издание

**Попов** Игорь Борисович

**ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ШМЕЛЕЙ  
КРАСНОДАРСКОГО КРАЯ**

*Монография*

В авторской редакции

Подписано в печать 12.12.2018. Формат 60 × 84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>.

Усл. печ. л. – 10,2. Уч.-изд. л. – 8,0.

Тираж 50 экз. Заказ №

Типография Кубанского государственного аграрного университета.  
350044, г. Краснодар, ул. Калинина, 13